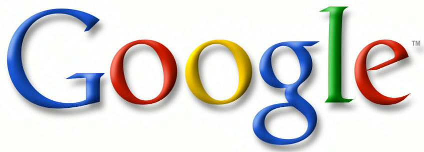
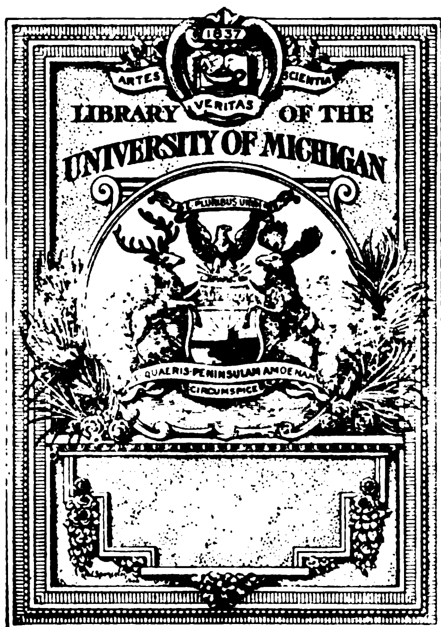

Google




1837
ARTES
SCIENTIA
VERITAS
LIBRARY OF THE
UNIVERSITY OF MICHIGAN
E PLURIBUS UNUM
SI QUAERIS PENINSULAM AMOENAM
CIRCUMSPICE

HANDBUCH

DER

VERGLEICHENDEN UND EXPERIMENTELLEN

ENTWICKELUNGSLEHRE DER WIRBELTIERE

BEARBEITET VON

Prof. Dr. BARFURTH, Rostock, Prof. Dr. BRAUS, Heidelberg, Docent Dr. BÜHLER, Zürich, Prof. Dr. RUD. BURCKHARDT, Basel, Prof. Dr. FELIX, Zürich, Prof. Dr. FLEMMING (†), Kiel, Prof. Dr. FRORIEP, Tübingen, Prof. Dr. GAUPP, Freiburg i. Br., Prof. Dr. GOEPPERT, Heidelberg, Prof. Dr. OSCAR HERTWIG, Berlin, Prof. Dr. RICHARD HERTWIG, München, Prof. Dr. HOCHSTETTER, Innsbruck, Prof. Dr. F. KEIBEL, Freiburg i. Br., Prof. Dr. RUD. KRAUSE, Berlin, Prof. Dr. WILH. KRAUSE, Berlin, Prof. Dr. v. KUPFFER (†), München, Prof. Dr. MAURER, Jena, Prof. Dr. MOLLIER, München, Docent Dr. NEUMAYER, München, Prof. Dr. PETER, Greifswald, Docent Dr. H. POLL, Berlin, Prof. Dr. RÜCKERT, München, Prof. Dr. SCHAUINSLAND, Bremen, Prof. Dr. STRAHL, Gießen, Prof. Dr. WALDEYER, Berlin, Prof. Dr. ZIEHEN, Berlin

HERAUSGEGEBEN VON

DR. OSKAR HERTWIG

O. Ö. PROF., DIREKTOR D. ANATOM.-BIOLOG. INSTITUTS IN BERLIN

ZWEITER BAND. ERSTER TEIL.

MIT 263 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1906

Inhaltsverzeichnis

zu Band II, Teil 1.

Erstes Kapitel.

Die Entwickelung des Mundes und der Mundhöhle mit Drüsen und Zunge; die Entwickelung der Schwimmblase, der Lunge und des Kehlkopfes bei den Wirbeltieren.

Von

E. Göppert.

A. Die Entwickelung des Mundes, der Mundhöhle und ihrer Organe.

Nachdem im ersten Band dieses Handbuches die Entwickelung des inneren Keimblattes geschildert worden, wird nunmehr darzustellen sein, wie aus jener primitiven Anlage das Darmsystem des fertigen Tieres hervorgeht. An dieser Entwickelung beteiligt sich in einschneidender Weise auch das Ektoderm, indem von ihm aus die Bildung der In- und Egestionsöffnung erfolgt. Die Herstellung des Mundes soll nun zunächst besprochen werden. Seine Entstehung wird vielfach beeinflußt durch die Entwickelung benachbarter Organe (Hypophysis, Geruchsorgan, Tentakelbildungen, Haftscheiben), die also gleichzeitige Berücksichtigung verlangen. Mit der Bildung der Mundöffnung nimmt das Ektoderm auch am Aufbau des vordersten Teiles der Kopfdarmhöhle, der Mundhöhle teil, in deren Rändern und in deren Innern verschiedene, der Aufnahme und Verarbeitung der Nahrung dienende Organe entstehen, die weiterhin zu schildern sein werden. Nur die Zähne sollen von anderer Seite in einem besonderen Kapitel besprochen werden.

1. Der Mund.

Wir stellen die Entwickelung des Mundes von Amphioxus voran. Die sich hier abspielenden Vorgänge sind aber so innig mit den Erscheinungen am ganzen Kiemendarm verknüpft, daß es unmöglich scheint, sie aus diesem Zusammenhang zu reißen, und so sei hier die Entwickelung des Mundes und der Kopfdarmhöhle gemeinsam besprochen.

a) Amphioxus lanceolatus (Mund, Mundhöhle und Kiemendarm).

Die erste Anlage des Mundes findet sich, wenn wir der Darstellung Legros' (1897) folgen, bei einem Embryo mit ungefähr 9 Urwirbeln[1]). Hier geht vom vorderen blind geschlossenen Teil des Darmrohres ein medianes Divertikel aus, das unter der Chorda bis zum vorderen Körperende hinzieht. An dem Auswachsen des letzteren zum Rostrum nimmt es teil und wird zur Rostralhöhle, indem es sich gegen den Hauptteil des Darmrohres abschließt und seine Zellen eine starke Abplattung erfahren. Später wird es zu einem engen Hohlraum im ventralen Teil das Rostrums reduziert.

In dem Stadium, von dem wir eben ausgingen, besteht an der linken Seite des Körpers vorn eine Verdickung des Ektoderms in Gestalt einer ovalen Platte, deren längster Durchmesser schräg von vorn und dorsal nach hinten und ventral gestellt ist (Fig. 1 *E*). Ihr vorderster Teil liegt etwa in demselben Niveau wie die Grenze zwischen der Anlage der Rostralhöhle und dem späteren Kiemendarm. Im vorderen Teil dieses „Plaque ectodermique“ wuchert das Epithel zapfenartig

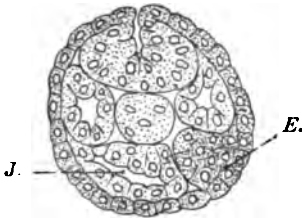


Fig. 1. Amphioxus. Larve 0,38 mm. Querschnitt durch den vordersten Teil des Körpers im Bereich der linksseitigen Ektodermverdickung. Nach Legros. *E.* Ektodermverdickung. *J.* Darm.

in die Tiefe, erreicht die Ventralseite der Chorda und überschreitet die Medianebene erheblich. In dieser Epithelmasse entsteht ein Hohlraum, der eine Mündung nach außen erhält. Damit hat sich die Präoralgrube (fossette préorale, Flimmersäckchen) der Larve gebildet (Fig. 2a *Pr.Gr*). Im caudalen Teil des ektodermalen Plaque kommt eine Verlötung mit dem dicht anliegenden Teil des Entoderms zustande und hier erfolgt der Durchbruch des Larvenmundes, der sich also nach links öffnet und sich allmählich zu einer beträchtlichen Größe erweitert (Fig. 2b *Larv.M.*). Zwischen der larvalen Mundöffnung und der Präoralgrube besteht ein intermediärer Teil des Ektodermfeldes, das sich durch seine Flimmerung auszeichnet. (Identisch mit dem Wimperknopf von Klaatsch, auch bei Willey 1891 dargestellt.)

Eine andere Auffassung (Hatschek 1881) leitete die Rostralhöhle und die Anlage der Präoralgrube von zwei symmetrisch gelagerten Ausstülpungen des vordersten Teiles des Entodermrohrs ab, die bei Embryonen mit 7 Urwirbeln zur Anlage gelangen sollen. Das rechte

---

Anm. In der Entwickelung des Amphioxus lanceolatus unterscheidet man eine embryonale Zeit, welche mit der Bildung des Larvenmundes und der ersten Kiemenspalte abschließt, und die darauf folgende Larvenzeit. Die erste Periode der Larvenzeit ist charakterisiert durch das Auftreten einer ersten Serie von Kiemenspalten und des Peribranchialraumes, die zweite durch das Erscheinen der sog. sekundären Kiemenspalten, die Ausbildung der definitiven Mundöffnung und der damit sich vollziehenden Umgestaltung des asymmetrischen Baues der jungen Larve zu annähernder Symmetrie. So kann man diesen Teil der Entwickelung auch als Metamorphose auffassen. Endlich spielen sich aber auch noch nach Abschluß der Larvenzeit nach einer kurzen Pause, dem sog. kritischen Stadium, Entwickelungsvorgänge am Kiemenkorb ab.

Entodermsäckchen wird zur Rostralhöhle, das linke zur Präoralgrube, die erst sekundar ihre Oeffnung nach außen erwirbt.

Neuerdings vertritt E. W. Mac Bride (1897 u. 1900) eine ähnliche Auffassung. Nur läßt er die beiden vorderen Darmdivertikel gemeinsam durch Zerlegung des vorderen Teiles das Entodermrohrs hervorgehen. Er rechnet sie als Kopfhöhlen zum Mesoderm[1]). Hatschek sah in ihnen ein erstes Paar von Kiemenspalten. Eine andere Deutung ward ihnen durch van Wijhe (1893, 1901). In dem (rechten) Entodermsäckchen meinte er das erste, anfänglich median verbundene Kopfsomitenpaar der Selachier (Oculomotoriusgebiet) wiederzusehen, in der Mündung der Präoralgrube nach außen erblickt er den Rest des primitiven Mundes, das Autostoma, in der Grube selbst das Homologon des Stomodaeum der Cranioten.

Etwa gegenüber der Stelle der späteren Mundöffnung entsteht an der rechten Wand des Darmrohrs ein Organ rätselhafter Bedeutung, die sog. kolbenförmigen Drüse (glande en massue, club-shaped gland; Fig. 2b, 6, 7 u. 9 *Kolb.Dr.*). Nach Hatschek (1881), der

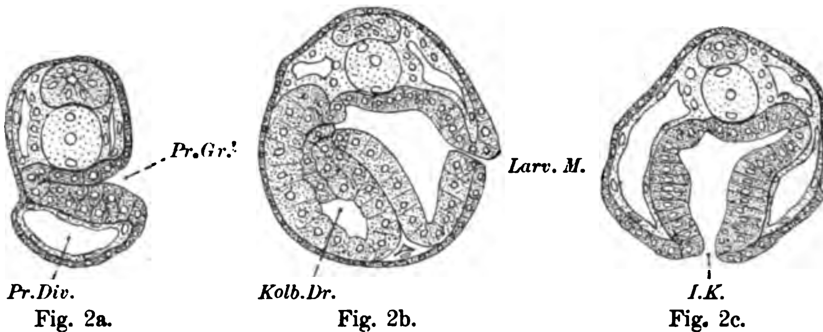


Fig. 2a, b, c. Amphioxus. Lasve 1 mm. *Pr.Gr.* Präoralgrube. *Larv.M.* Larvenmund. *I.K.* 1. Kiemenspalte. *Pr.Div.* präorales Darmdivertikel. *Kolb.Dr.* kolbenförmige Drüse. Nach Legros.

ihre Entwickelung aus dem Entoderm zuerst feststellte, entsteht sie hier als eine rinnenförmige Ausstülpung (Embryonen von 9—10 Urwirbeln), die schräg dorso-ventral und gleichzeitig oralwärts über die rechte Darmwand hinläuft und noch ein Stück weit über die ventrale Mittellinie auf die linke Seite übergreift. Später soll sie sich vom Darmrohr trennen. Nach Legros entsteht die Drüse als eine anfänglich solide Zellwucherung der rechten Darmwand, die aber die Mittellinie nach links nicht überschreitet. In ihr entsteht ein Hohlraum, der mit dem Darmlumen an der Dorsalseite der rechten Wand in Verbindung tritt. Hatschek (1881) beschreibt weiter, daß die Drüsenanlage sich in einen mächtigeren, rechten Teil und einen nach der linken Seite übergreifenden, schmächtigeren Ausführungsgang sondert, und daß letzterer in der Nähe der ventralen Umrandung des inzwischen durchgebrochenen Mundes eine äußere Oeffnung erwirbt. Auch Willey beschreibt eine derartige Mündung außer der inneren Mündung am

1) Bateson homologisierte die präoralen Höhlen mit der Rüsselhöhle des Balanoglossus (vgl. auch Mac Bride 1898).

entgegengesetzten Ende des Schlauches (Fig. 6), und MAC BRIDE bestätigt diese Beobachtung (1900). Nach LEGROS besteht eine solche äußere Mündung ebensowenig wie ein auf die linke Körperseite übergreifender Teil der Drüse. Das Bestehen der kolbenförmigen Drüse ist auf die Larvenzeit beschränkt. In den letzten Zeiten derselben geht sie zu Grunde, doch hält VAN WIJHE (1901) einen von ihm beim ausgebildeten Amphioxus entdeckten engen, blind geschlossenen Kanal an der Ventralseite der Mundhöhle für einen Rest des Ausführganges der kolbenförmigen Drüse.

Es sei hier erwähnt, daß VAN WIJHE (1893, 1901) in der Drüse ein Antimer des Larvenmundes (seines Tremostoma) erblickt und in beiden Homologa des Kiemenspaltenpaares der Ascidienlarven und der Appendicularien sieht. Auch WILLEY (1891) erblickt in der Drüse eine umgebildete vorderste Kiemenspalte, deren Antimer aber in der ersten primären Kiemenspalte vorliegt (s. u.).

Ungefähr gleichzeitig mit der Bildung des Larvenmundes kommt es zur Entstehung der 1. Kiemenspalte (Fig. 2 c *1.K.*). Sie wird eingeleitet durch eine scheibenförmige Verdickung des Entoderms, an der Ventralseite, caudal von der Mundanlage, die bald etwas nach rechts verschoben wird. Sie liegt etwa im Niveau des zweiten Somits. Etwas rechts von der Medianebene senkt sich nun das Entoderm trichterförmig ein, erreicht das Ektoderm und verschmilzt mit ihm. Darauf bricht eine ganz enge Oeffnung durch, die sich allmählich erweitert und dabei weit auf die rechte Seite der Darmwand übergreift. Ein verdickter Rand flimmernder Entodermzellen umrahmt sie. (VAN WIJHE homologisierte sie mit dem Anus der Copelaten.)

Der Durchbruch der larvalen Mundöffnung und der 1. Kiemenspalte bestimmt den Beginn der Larvenperiode. Wir verfolgen hier zunächst die Geschichte der Präoralgrube und des Mundes.

Wie LEGROS zeigte, erfährt die Präoralgrube zunächst eine sehr erhebliche Erweiterung und sondert sich in einen ventralen und dorsalen Abschnitt (Fig. 3a). Der ventrale, die Portion stomodoeale (*P.stom.*) [Wimperorgan] bildet sich später zum Räderorgan des fertigen Tieres um (Flimmergrube und Flimmerrinnen). [HATSCHEK 1884; vgl. die genaue Beschreibung desselben durch VAN WIJHE 1901.] Der dorsale Teil läßt wiederum 2 Diverdikel hervorgehen. Das eine von ihnen wächst nach vorn und rechts aus. Es ist die schon von HATSCHEK als Bildung der Präoralgrube erkannte HATSCHEK'sche Grube (*H.Gr.*), die auch beim Erwachsenen an der Dorsalwand der Mundhöhle, rechts von der Medianebene, bestehen bleibt. Ihre durch HATSCHEK beschriebene Nervenversorgung (1892) wurde schon 1893 durch VAN WIJHE wieder in Frage gestellt, der endlich 1901 zeigte, daß es sich hier nicht um eine Sinnesgrube, sondern um eine Drüse handelt, deren Sekret durch den Wimperapparat des Räderorgans der Velaröffnung zugeführt wird und jedenfalls für die Nahrungsaufnahme von Wichtigkeit ist. Die HATSCHEK'sche Grube ist, wie KUPFFER schon 1892 aussprach, wohl mit Sicherheit der Hypophyse der Vertebraten und der Neuraldrüse der Tunicaten zu homologisieren, während die Flimmergrube des Amphioxus der Flimmergrube der Tunicaten entspricht (vgl. VAN WIJHE 1901). Voraussetzung ist natürlich die Richtigkeit der Angaben LEGROS' über die Entstehung der Präoralgrube.

Das zweite Divertikel des dorsalen Teiles der Präoralgrube bleibt auf der linken Seite und verlängert sich zu einem schlanken Schlauch (Fig. 3a u. b *H.Nephr.*), der den vordersten Teil des Kiemendarms erreicht und sich mit ihm in Verbindung setzt (Larve mit 6 Kiemenspalten Fig. 3b), also nunmehr eine Kommunikation zwischen Präoral-

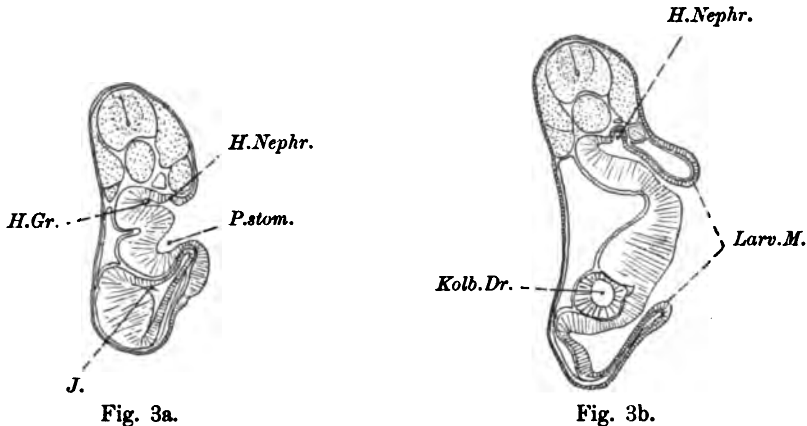


Fig. 3a. Fig. 3b.

Fig. 3a, b. Amphioxus. Larve 3 mm. a Querschnitt durch die Gegend der Präoralgrube. b Querschnitt durch die Gegend des Larvenmundes (*Larv.M.*). *H.Nephr.* HATSCHEK'sches Nephridium. *H.Gr.* HATSCHEK'sche Grube. *I.* Darm. *Kolb.Dr.* kolbenförmige Drüse. *P.stom.* Portion stomodoeale der Präoralgrube. Nach LEGROS.

grube und Darmrohr bildet. Die äußere Mündung schließt sich bald. Mit dem Kiemendarm bleibt der Schlauch dauernd in Verbindung. Er liegt linksseitig, der Unterfläche der Chorda angelagert, an der Dorsalseite der Mundhöhle und mündet dicht hinter dem Velum.

HATSCHEK, der erste Beobachter des Gebildes sah in ihm ein Exkretionsorgan, für das er mesodermalen Ursprung annahm (1884). Seitdem wird es als HATSCHEK'sches Nephridium bezeichnet. LEGROS homologisiert es mit der Hypophyse. Endlich nimmt VAN WIJHE (1901) den Schlauch als Teil des nach seiner Ansicht außer Funktion gesetzten ehemaligen Stomodaeums in Anspruch. Schließlich sei erwähnt, daß MAC BRIDE eine ganz andere Auffassung des HATSCHEK'schen Nephridiums vertritt. Er beschreibt hinter den vorderen Entodermsäckchen (s. o.) 2 dorsale Darmdivertikel als Teile der Mesodermanlage, die er als rechte und linke collar cavity bezeichnet. Während das rechte Säckchen sich vom Entoderm abschnürt, bleibt das linke mit ihm durch ein enges Rohr im Zusammenhang und stellt nun das sogenannte Nephridium vor.

Während der ersten Zeiten des larvalen Lebens erweitert sich die Mundöffnung andauernd und wächst zu einer erheblichen Größe heran (Fig. 6 *Larv.M.*). Sie besitzt ovale Gestalt, ihr längster Durchmesser läuft von vorn nach hinten. Die größte Ausdehnung besitzt sie in einem Stadium mit 8 (primären) Kiemenspalten. Von nun an beginnt, wie LEGROS beschreibt, eine Verkleinerung des Larvenmundes vom hinteren Teil seiner Umrandung her, und bald darauf, etwa gleichzeitig mit der Anlage der sekundären Kiemenspalten setzt die Ausbildung der definitiven Mundhöhle ein. Am oberen und später auch am unteren

Rande der Präoralgrube und der Mundöffnung entsteht je eine longitudinal gestellte lippenartige Falte, welche mit Klaatsch als Präoralfalten bezeichnet werden können. An der caudalen Umgrenzung des Mundes gehen sie später ineinander über. Sie haben nach Willey (1891), der diese Verhältnisse zuerst klarstellte, nichts mit den zur Ausbildung des Peribranchialraumes führenden Falten zu thun, wie es behauptet worden war. Die beiden Präoralfalten oder Lippen, die als obere und und untere zu unterscheiden sind, begrenzen eine nach links sich öffnende Rinne, in deren Grund die Präoralgrube mit ihren Teilen liegt und weiter nach hinten der stark verkleinerte Larvenmund als Ostium pharyngeum die Kommunikation mit dem Kiemendarm vermittelt (Fig. 4). Dieser Komplex von Teilen bildet die definitive Mundhöhle. Der Boden der Mundhöhle (gleichzeitig ihre rechte Wand) erfährt eine erhebliche Vertiefung dadurch, daß der intermediäre Bezirk zwischen Präoralgrube und Ostium pharyngeum stark einsinkt.

Gleichzeitig mit dem Entstehen der unteren Präoralfalte treten an ihr Tentakelbildungen (Cirri) auf (Fig. 10). Sie besetzen den größten Teil der unteren Falte mit Ausnahme des vordersten Endes und dehnen ihr Gebiet auf die obere Falte aus. Hand in Hand mit ihrem Auftreten geht die Ausbildung des Tentakelskelets, das nach Klaatsch, geweblich dem jugendlichen Chordagewebe verwandt ist, nach seinem ganzen Verhalten aber als aus hyalinem Knorpel bestehend durch van Wijhe (1891) erwiesen wurde.

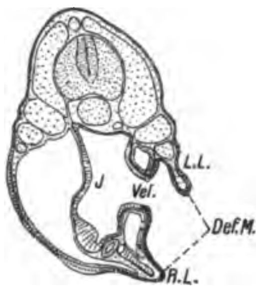


Fig. 4.



Fig. 5.

Fig. 4. Amphioxus. Larve 3,65 (in Metamorphose). *Def.M.* definitiver Mund. *L.L.*, *R.L.* linke resp. rechte Lippe. *Vel.* Velum in der Umgrenzung des Larvenmundes. *I.* Darm. Nach Legros.

Fig. 5. Amphioxus. Larve 3,6 mm. (Ende der Metamorphose.) *M.H.* Mundhöhle. Sonst. Bezeichnung s. Erkl. Fig. 4. Nach Legros.

Die Umrandung des Ostium pharyngeum der Mundhöhle, d. h. des alten Larvenmundes, wird zum Velum, unter Ausbildung eines Muskelringes, der, wie Legros zeigte, aus der Somatopleura in der Umgebung der Oeffnung seinen Ursprung nimmt (Fig. 4, 5, 10 *Vel.*). Anfänglich umzieht die Anlage des Muskels nur den vorderen Teil des Ostium pharyngeum erst nach erheblicher Verkleinerung des letzteren kommt es auch an der Caudalseite zu einem Zusammenschluß des Muskelzuges und damit zur Entstehung eines wirklichen Ringes. Auch am Velumrand entstehen gegen Ende der Larvenzeit Tentakel, erst in der Vierzahl, dann in größerer Menge bis zu 12 (Velartentakel), in denen es auch zur Ausbildung von Skeletstäben kommt, die aber ganz anders als die Stützen der Mundtentakel aus dicht aneinander geschlossenen elastischen Fibrillen bestehen und darin mit den Skeletstäben des Kiemendarms übereinstimmen (van Wijhe 1901).

Wir sehen, daß anfänglich die Oeffnung der definitiven Mundhöhle nach links sieht (Fig. 4 *Def.M.*). Die beiden Lippen, die sie be-

grenzen (Präoralfalten, capuchon oral, oral hood), erschienen als obere (*L.L.*) und untere (*R.L.*) der Grund des rinnenförmigen Raumes ist gleichzeitig seine rechte Wand. In der zweiten Hälfte der Larvenzeit setzt die Herstellung des bleibenden Verhaltens ein (Fig. 5). Zunächst spielt nach LEGROS eine wichtige Rolle ein starkes Längenwachstum der oberen Präoralfalte (*L.L.*), die sich vorhangartig herabsenkt, während die untere Lippe (*R.L.*) ihre ursprüngliche Lage und Größe annähernd bewahrt. Das Herabwachsen der oberen Lippe bedingt, daß die Mundspalte sich bald nicht mehr nach links, sondern ventralwärts öffnet. Sie bleibt dabei etwas links von der Medianebene. Die ursprünglich obere Lippe (*L.L.*) ist nunmehr zur linken, die untere zur rechten Begrenzung des Mundes geworden (*R.L.*). Das Herabsteigen der oberen (linken) Präoralfalte ist unter anderem auch mit einem erheblichen Wachstum der über ihr gelegenen Teile der Körperwand verknüpft, und als Folge davon senkt sich auch die obere Abgrenzung des gesamten Gebietes des ehemaligen plaque ectodermique ventralwärts herab (Fig. 5). Der ursprünglich obere Rand des Velum (*Vel.*) wird zum linken, indem er in das Niveau des unteren, nunmehr rechten Randes tritt. Das Velum hat, wie es scheint, eine Drehung von 90° um eine von vorn nach hinten verlaufende horizontale Achse durchgemacht. Seine Oeffnung sieht nicht mehr nach links, sondern ventralwärts und etwas nach vorn. Der vorderste Teil des Kiemendarms (*I*) liegt nicht mehr rechts, sondern dorsal von ihm. Vor dem Velum finden sich am Dach der Mundhöhle die Teile der Präoralgrube, das Räderorgan und die HATSCHEK'sche Grube.

Eine andere Schilderung der Umstellung des Velums gab WILLEY (1891). Danach senkt sich die vordere Umgrenzung des Larvenmundes

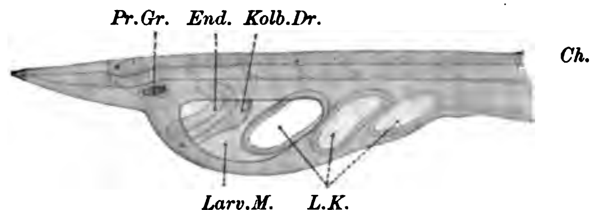


Fig. 6. Amphioxus. Junge Larve. Ansicht von links. Erklärung der Bezeichnungen von Fig. 6, 7, 9, 10. *a.* Rand der linken, *b.* der rechten Metapleuralfalte. *Ch.* Chorda. *End.* Endostyl. *Kolb.Dr.* kolbenförmige Drüse. *R.K.*, *L.K.* Kiemenspalten der rechten und linken Seite. *R.L.*, *L.L.* rechte und linke Lippe. *Larv.M.* Larvenmund. *Med.* Medulla. *Pr.Gr.* Präoralgrube. *Vel.* Velum. Nach WILLEY.

nach der rechten Seite ein und wird zum rechten Teil des Velums, während die hintere Umgrenzung zum linken Velumrand wird. Man kann auch hier von einer Drehung des Velums um 90° sprechen, aber diese Drehung verläuft um den dorso-ventralen Durchmesser des Larvenmundes. Mit dieser Ansicht harmonieren die Feststellungen VAN WIJHE's über die Innervation von Velum und Mundhöhle (1893).

Untersuchen wir jetzt die Entwickelung der Kiemenspalten so treffen wir auf die eigentümliche Thatsache, daß die Spalten beider Seiten zu sehr verschiedenen Zeiten auftreten, als eine erste Serie entstehen die Spalten der linken Seite, als zweite die der rechten Seite. In diesem Sinne spricht man von primären und sekundären Spalten. Die Entwickelung der Spalten der zweiten Serie charakterisiert die zweite Periode der Larvenzeit, in der auch die definitive Gestaltung der Mundhöhle sich vollzieht.

Wir sahen, daß schon die erste am Ende der embryonalen Zeit auftretende Spalte etwas nach rechts von der Medianebene verschoben war (Fig. 2c). Je größer sie wird, desto mehr rückt sie auf die rechte Seite empor. Hinter ihr treten im Anfang der Larvenleben bis zu

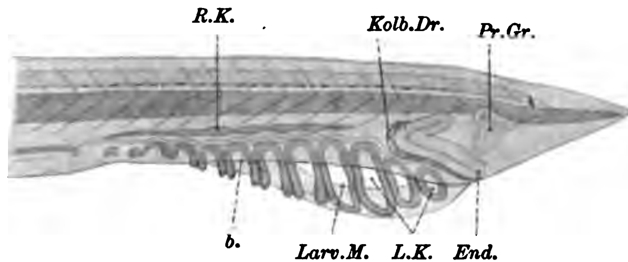


Fig. 7. Amphioxus. Junge Larve. Ansicht von rechts. Anlage der Kiemenspalten der rechten Seite (*R. K.*). Bezeichn. s. Erkl. zu Fig. 6. Nach Willey.

15 Spalten an der Ventralseite des Körpers auf, von denen die vorderen gleich der ersten bei ihrer Vergrößerung auf die rechte Seite übergreifen. Die hintersten behalten eine annähernd mediane Lagerung bei (Fig. 6 u. 7 *L.K.*).

Noch bevor die letzten primären Spalten aufgetreten sind (beim Bestehen von 9—10 Spalten) kommt es zur Anlage des Peribranchialraumes; die Darstellung dieser Vorgänge durch Kowalewsky und Rolph hat durch Ray Lankester und Willey Ergänzung und Verbesserung erfahren. An der Ventralseite des Körpers entstehen dicht nebeneinander zwei einander parallele Ektodermfalten. Jede umschließt Bindegewebe, in welchem bald lymphatische Räume auftreten (nach Mac Bride), Fortsetzungen der als Collar cavities beschriebenen Cölomtaschen. Die Anlagen dieser sog. Metapleuralfalten (Fig. 8 a *M. f.*) beginnen etwa in der Mitte des Körpers ein

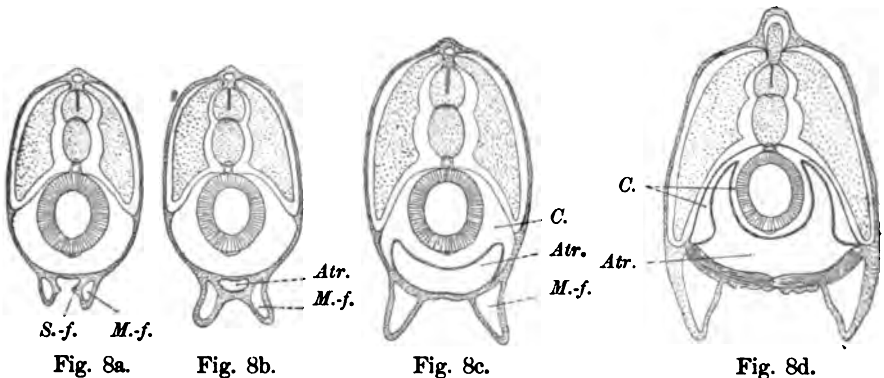


Fig. 8 a—d. Amphioxus. Larven. Verschiedene Stadien der Entwickelung des Atrium. *Atr.* Atrium. *C.* Cölom. *M.-f.* Metapleural(Seiten)falten. *S.-f.* Subatrialfalten. Schematisch. Nach Ray Lankester und Willey.

Stück caudal von dem Bereich der Kiemenspalten beiderseits von der Medianebene gelagert, ziehen nach vorn und nehmen die Reihe der Kiemenspalten zwischen sich. Dabei weichen sie natürlich nach

der rechten Seite zu ab. Die rechte liegt am oberen, die linke am unteren Rand der Spaltenreihe. Die erstere ist vorn bei weitem die mächtigere; die untere (linke) Metapleuralfalte wird nur durch eine Epithelverdickung gebildet. Die rechte Falte überragt den Bereich der Kiemenspalten ein Stück, indem sie auf der Unterfläche des Rostrum ausläuft. Während die Zahl der Kiemenspalten zwischen beiden Metapleuralfalten fortgesetzt zunimmt, verbinden sich die letzteren miteinander oberhalb ihres freien Randes durch sog. Subatrialfalten (*S.-f.*). Diese bilden den Boden eines Raumes, an dessen Dach nunmehr die Kiemenspalten münden, während die Seitenwände durch die Basen der Metapleuralfalten hergestellt sind. Dieser enge kanalartige Raum, der von Ektoderm ausgekleidet ist, ist die Anlage des Peribranchialraumes (Atrium) (Fig. 8 b *Atr.*). An seinem caudalen Ende bleibt der Abschluß aus (PORUS). Vorn vollzieht er sich erst in einem Stadium in dem die Spalten der zweiten Serie bereits durchgebrochen sind.

Der anfänglich enge Kanal erfährt bald eine erhebliche Vergrößerung und senkt sich dabei in das Innere des Larvenkörpers ein, indem er das Cölomepithel vor sich hertreibt (Fig. 8 c u. d). Seine Vergrößerung erfolgt auf Kosten der Leibeshöhle (*C.*) Ventral, rechts und links umfaßt der Peribranchialraum das Darmrohr. Das Cölom ist auf zwei Spalten reduciert, von denen die eine zwischen Darmwand und Peribranchialraum, die andere zwischen letzterem und der Körperwand sich einschiebt. Beide gehen zur Seite des dorsalen Teils des

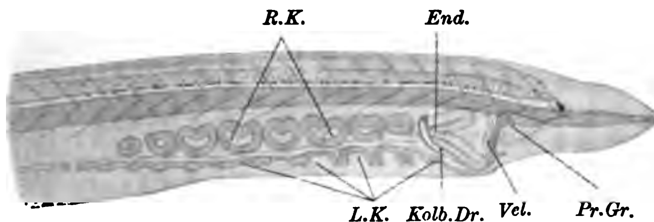


Fig. 9. Amphioxus. Larve. Ansicht von rechts. Bezeichn. s. Erkl. zu Fig. 6. Nach WILLEY.

Darms, dorsal vom Peribranchialsack jederseits ineinander über. Dem Peribranchialraum verwandte Einrichtungen finden sich in den Peribranchialräumen der Tunicaten ohne daß aus ähnlicher Entstehung und Lagerung eine Homologie zu erschließen wäre. Auf die Deutung des Peribranchialraumes als Homologon des Vornierenganges der Vertebraten (BOVERI) kann hier nur kurz hingewiesen werden.

Nachdem die Kiemenspalten der ersten Serie ihre Maximalzahl erreicht haben, entsteht dorsal von ihnen, also auf der rechten Seite in einer langen Linie eine streifenartige Verdickung der Darmwand, die an i. d. R. 6 in regelmäßigen Abständen aufeinander folgenden Stellen sich verbreitert und mit der Wand des Peribranchialraums verlötet (Fig. 7 *R.K.*). An diesen Stellen erfolgt der Durchbruch der Kiemenspalten der zweiten Serie in den Peribranchialraum (Fig. 9 *R.K.*). Sie entsprechen ihrer Lage nach den Somiten vom 5. an und alternieren dabei mit den Spalten der ersten Reihe. Die Kiemenspalten haben also anfänglich eine metamere Anordnung, die erst später verwischt wird. Die Zahl der Spalten der zweiten Serie vermehrt sich caudalwärts bis auf i. d. R. 8. Die Spalten selbst vergrößern sich. Damit

geht Hand in Hand ein starkes Wachstum der oberen Teile der rechten Darmwand nach abwärts. Die Folge hiervon ist, daß der zwischen beiden Spaltreihen gelegene Streifen der Darmwand abwärts verschoben wird und schließlich eine ventro-mediane Lagerung einnimmt. Damit liegen natürlich die Spalten der ersten Serie nunmehr auf der linken Seite der Darmwand, während die der zweiten Serie die ganze rechte Seite einnehmen (Fig. 10). Der gesamte Kiemendarm hat eine symmetrische Gestaltung erlangt.

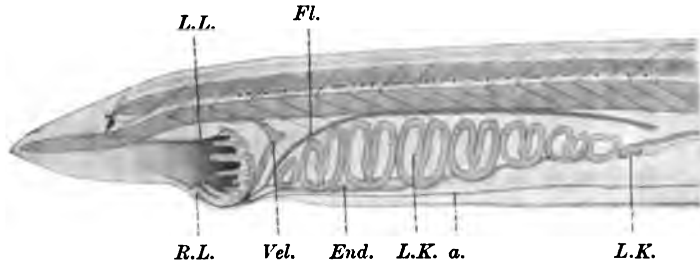


Fig. 10. Amphioxus. Larve gegen Ende der Metamorphose. Ansicht von links. Bezeichn. s. Erkl. zu Fig. 6. Nach Willey.

Man kann sagen, daß die Anlage der späteren linken Darmwand sich anfänglich auf Kosten der rechten erheblich über die Medianebene hinaus ausdehnt. Die Anlage der rechten Wand ist auf einen schmalen Streifen an der dorsalen Circumferenz des Darms reduziert. Durch stärkeres Wachstum der Anlage der rechten Seite, Zurückbleiben im Wachstum seitens der Anlage der linken Seite, stellt sich die Symmetrie wieder her. Die Erklärung der Störungen der Symmetrie in der Entwickelung des Mundes und der Kiemenspalten steht noch aus.

Während der Ausbildung der Symmetrie findet noch eine Anzahl von Veränderungen statt. Mit dem Durchbruch der Spalten der zweiten Serie beginnt die erste Spalte der rechten Reihe sich rückzubilden und schließt sich später vollkommen. Das gleiche Schicksal betrifft etwas später die hintersten primären (linken) Spalten, sodaß schließlich beide Seiten des Kiemendarms von der gleichen Anzahl von Oeffnungen (gewöhnlich 8) durchsetzt werden. Die Spalten der zweiten Serie werden bald nach ihrem Auftreten je in einen vorderen und einen hinteren Teil zerlegt, indem ihre obere Umrandung einen Fortsatz abwärts schickt, der einem kleinen Höcker des unteren Randes sich anfügt. Dadurch entstehen die sogenannten Zungenbalken (Tonguebars, sekundäre Kiemenbogen). Das gleiche betrifft auch die Spalten der linken Seite. Nur die erste Oeffnung jederseits bleibt unzerlegt[1]).

Gleichzeitig mit der Umgestaltung des Kiemendarms erfolgt auch die Ausbildung der Anlage der Hypobranchialrinne[2]) (des Endostyls). Bereits Hatschek (1881) hatte ein besonderes Verhalten der Epithelzellen der Darmwand vor der Anlage der kolbenförmigen Drüse beobachtet. Willey erkannte hierin die Anlage des Endostyls. Bald

1) Die ersten im Wesentlichen richtigen Angaben über die Ausbildung der Kiemenspalten stammen von Kowalewsky. Wir folgten hier der eingehenden Untersuchung dieser Vorgänge durch Willey.

2) Die Bezeichnung Hypobranchialrinne ist eigentlich nur für den hinteren Teil des Organs zutreffend, da der vordere sich in das Darmlumen vorwölbt (Spengel).

nach dem Entstehen der kolbenförmigen Drüse tritt an ihrer Vorderseite, also auf der rechten Seite, ein bandartiger Streifen im Darmepithel auf, der sich scharf gegen die Umgebung abhebt (Fig. 6 *End.*). Er ist winklig gebogen, derart, daß man einen oberen und einen unteren Teil unterscheiden kann. Die Spitze des Winkels zeigt caudalwärts und gehört dem Teil der rechten Darmwand an, welcher später eine medioventrale Lage einnimmt. Nach dem Auftreten der beiden Reihen von Kiemenspalten tritt dies noch klarer hervor, indem der Winkel der Endostylanlage dem Raum zwischen beiden Reihen entspricht und sich immer weiter hier einschiebt (Fig. 7 u. 9). Die Wachstumvorgänge an der Wand des Kiemendarms, welche die Symmetrisation desselben zur Folge haben, führen auch die Endostylanlage an die Ventralseite des Darmes und machen den oberen Schenkel der Anlage zum rechten, den unteren zum linken Teil des Organs, das dann allmählich seinen Bereich über den ganzen Kiemendarm ausdehnt (Fig. 10). Die Wimperbogen (Wimperrinnen), die jederseits vom vorderen Ende der Hypobranchialrinne ausgehen und über die Innenfläche des Kiemendarms zur Dorsalseite desselben zu einer Epibranchialrinne hinlaufen, sind schon bei jungen Larven im Zusammenhang mit den vorderen Enden der beiden Schenkel der Endostylanlage nachweisbar (WILLEY) [Fig. 10 *Fl*]. Sie grenzen ein Vestibulum pharyngis vom eigentlichen Kiemendarm ab. Ihre Existenz beim Erwachsenen ist neuerdings durch VAN WIJHE sichergestellt worden.

Nachdem die Kiemenhöhle und Mundhöhle ihre definitive Gestaltung erhalten haben, tritt eine Zeit der Ruhe ein. Nach einiger Zeit setzen aber beim jungen Amphioxus wieder Veränderungen ein. Während des ganzen Lebens, wie es scheint, vermehrt sich die Zahl der Kiemenspalten rechts und links, indem caudal von den während des Larvenlebens entstandenen Spalten immer neue durchbrechen, während die vorher gebildeten Spalten immer mehr zusammengedrängt werden.

b) Cyclostomen.

α) Petromyzonten.

Bei Petromyzon Planeri zeigt sich die erste Anlage des Mundes als eine Verdickung des Ektoderms an der Ventralseite der Anlage des Vorderkopfes, der das übrige Ei stark überragt (DOHRN). Diese „Mundscheibe“ liegt also in einiger Entfernung vom vorderen Körperende, an dem die Anlage des Riechorgans sich gleichfalls als ein verdickter Epitelbezirk an der Stelle des letzten Zusammenhangs zwischen Gehirnanlage und Ektoderm bemerkbar macht. Zwischen beiden Anlagen markiert eine einspringende Kante des Ektoderms die Stelle der späteren Hypophyse. Die Mundscheibe ähnelt der ersten Anlage des Mundes beim Amphioxus, wie sie LEGROS schilderte. Die Mundscheibe stülpt sich nun ein und bildet sich zu einer tiefen, taschenförmigen Einsenkung (Stomodaeum oder Mundbucht) um (Fig. 11 *M.B.*), in deren Grunde Ektoderm und Entoderm unmittelbar aneinander liegen und damit die sogenannte Rachenhaut (*R.H.*) bilden. Die vordere und hintere Umrandung der Mundbucht springt als Anlage der Ober- (*O.L.*) und Unterlippe vor. Durch die Ausbildung des Stomodaeums ist ein vor der Rachenhaut liegender Teil des Entodermrohrs, der präorale Darm (*Pr.D.*) [v. KUPFFER] von der

Anlage des Kiemendarms (*I.*) abzugrenzen[1]). Gleichzeitig mit der Ausbildung des Stomodaeums sinkt die Anlage des Geruchsorgans in Form einer Grube ein (*R.*) und wächst die Hypophysenanlage (Nasenrachengang *Hy.*) als Schlauch mit engem Lumen caudalwärts in die Tiefe und legt sich dem Infundibulum an. Alle drei Anlagen liegen nach Eintritt der geringfügigen Kopfkrümmung in einer Flucht an der Ventralseite des Kopfes.

Mundbucht und Hypophysis sind durch die Anlage der Oberlippe (*O.L.*) scharf voneinander geschieden. Auch von der Riechgrube (*R.*) trennt die Anlage der Hypophysis (*Hy.*) eine allerdings wesentlich

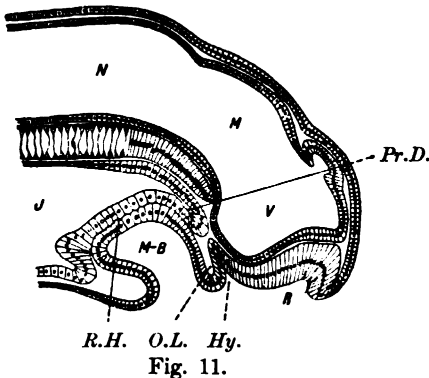


Fig. 11.

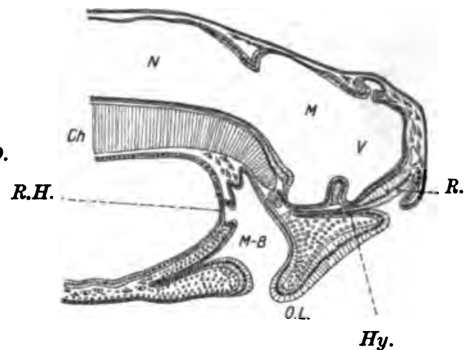


Fig. 12.

Fig. 11. Medianer Längsschnitt durch den Kopf einer jungen Larve von Petromyzon Planeri. Nach v. KUPFFER (1894). Erklärung der Bezeichnungen für Fig. 11—14. *Ch.* Chorda. *Hy.* Hypophysenanlage. *K.* Kiementaschen. *M.B.* Mundbucht (Stomodaeum). *M.* Mittelhirn. *N.* Hinterhirn. *O.L.* Oberlippe. *Pr.D.* präorales Darmdivertikel. *R.* Riechorgan. *R.H.* Rachenhaut. *V.* Vorderhirn. *Vel.* Velum.

Fig. 12. Medianer Längsschnitt durch den Kopf einer jungen Larve von Petromyzon Planeri. Nach v. KUPFFER (1894). Bezeichn. s. Erkl. zu Fig. 11.

geringfügigere Vorwölbung des Epithels. Der allmähliche Uebergang der Gestalt der Epithelzellen der einen Anlage in die der anderen läßt die Grenze zwischen beiden weniger scharf erscheinen als diejenige zwischen Mundbucht und Hypophysenanlage. Später besteht für den Nasenrachengang und die Riechgrube eine gemeinsame Oeffnung (Fig. 12, 15).

Das blinde Ende der Hypophysenanlage ist dem vorderen Ende des präoralen Darmes zugekehrt und reicht fast an dasselbe heran. Von diesem gehen, wie v. KUPFFER beschrieb, seitlich 3 Paare von Ausbuchtungen hervor, die gegen die hyobranchiale Kiementasche und gegeneinander durch Streifen mesodermalen Gewebes abgegrenzt werden, die sich den mesodermalen Anlagen der Kiemenbogen gleichartig verhalten; dazu kommt, daß in entsprechender Lage wie zwischen zwei Kiementaschenanlagen auch zwischen den Taschen des präoralen Darmes Aortenbogen auftreten. KUPFFER sieht daher in diesem von ihm geschilderten Verhalten den Beweis dafür, daß sein präoraler Darm mit rudimentären Kiementaschenanlagen besetzt ist. Er hält ihn für homolog mit den

1) Die Darstellung der Entwickelung des Stomodaeums folgt im speciellen den Untersuchungen DOHRN's und KUPFFER's. Die erste genauere Untersuchung der Mundbucht stammt von SCOTT. Vgl. auch A. GOETTE und W. LUBOSCH (1901).

präbranchialen Kopfhöhlen, die BALFOUR (A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes, London 1878) als Teile des Mesoderms bei Selachiern zuerst beschrieb. Die Gesamtheit des präoralen Darmes soll, ohne andere Teile hervorgehen zu lassen, nachdem er sich bei etwa 4 mm langen Larven vom Kiemendarm abgeschnürt hat, der Rückbildung verfallen. v. KUPFFER deutet nun seine Beobachtungen derart, daß die Hypophysenanlage ein ehemaliger Mund wäre, und daß der vorderste Darmteil, in den jener primitive Mund hineinführte, im präoralen Darmteil vorliegt, der mit den Auftreten der jetzigen Mundöffnung in einiger Entfernung vom vorderen Körperende der Rückbildung verfiel.

Vor dem Durchbruch der Mundbucht in den Kiemendarm vollzieht sich die Anlage des Velums (DOHRN 1887, SHIPLEY 1887). Der Grund der Mundbucht (Fig. 12 u. 13 *M.B.*) dehnt sich durch

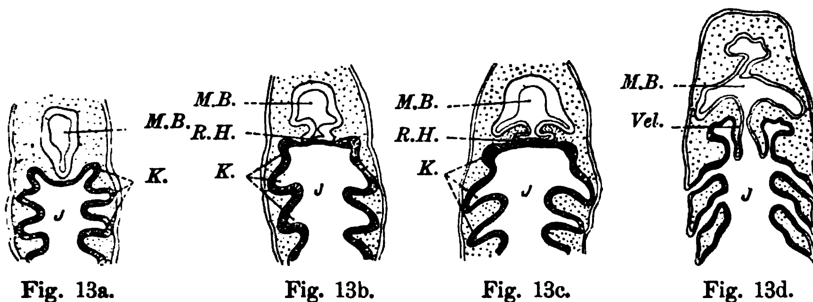


Fig. 13a. Fig. 13b. Fig. 13c. Fig. 13d.

Fig. 13a—d. Horizontale Längsschnitte durch Mundbucht und Kiemendarm von jungen Ammocöten, 4, 5, 6, 9 Tage nach dem Ausschlüpfen. Nach DOHRN (1886/87). Bezeichn. s. Erkl. zu Fig. 11.

Entwickelung einer rinnenförmigen Vertiefung aus, welche die Stelle umkreist, an welcher das Ektoderm und Entoderm aneinander liegen (*R.H.*). Zwischen der Hinterwand dieser Aussackungen und der Vorderwand des Darmrohrs (*I.*) bleibt eine Schicht mesodermalen Gewebes (Fig. 13 c). Die Scheidewand zwischen Stomodaeum und Darmrohr hat sich also erheblich vergrößert, und es besteht an ihrer Vorderfläche an einer beschränkten Stelle eine flaschenartige Einsenkung des Ektoderms, welches im Grunde der Einsenkung dem Entoderm anliegt (Fig. 13 c) [Rachenhaut]. Hier erfolgt bei Larven von etwa 4 mm Länge der Durchbruch der Mundbucht in das Darmrohr in Form einer vertikal gestellten Spalte. Die übrigen mesodermhaltigen Teile der Mundbucht-Darmscheidewand stellen das Velum vor, in dem der mesodermale Bestandteil Muskelgewebe hervorgehen läßt (Fig. 13 d *Vel.*).

Während die Anlage des Velums sich ausbildet, entwickeln sich auch die vorderen Abgrenzungen der Mundbucht weiter. Es kommt hier zur Ausbildung einer Unterlippe und einer Oberlippe, welch' letztere dorsal und beiderseits die Mundöffnung umzieht und erheblich an Umfang zunimmt (Fig. 15). Dabei wird die äußere Nasenhypophysenöffnung immer weiter von der Mundhöhle getrennt und kommt auf die Dorsalseite des Vorderkopfes zu liegen (Fig. 14).

Endlich entsteht nach dem Durchbruch der Rachenhaut an der Innenseite der Mundhöhle nicht weit vom Velum ein Kranz von Tentakeln (SHIPLEY), der sich an der Unterfläche der Oberlippe in

einer medianen Linie nach vorn fortsetzt. Die Tentakel verzweigen sich mehrfach und bilden einen Filterapparat vor der Oeffnung des Velums. Ihre Lage im Innern der Mundhöhle unterscheidet sie von den Mundtentakeln der Amphioxus, denen der Myxinoiden und übrigen Fische.

Mit der Metamorphose erfolgt eine völlige Umgestaltung der Mundhöhle. Es bildet sich ein rundes Saugmaul aus. Der Tentakel-

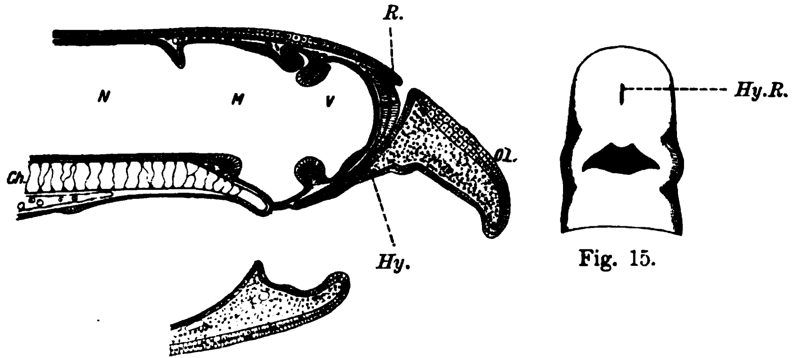


Fig. 14. Fig. 15.

Fig. 14. Medianer Längsschnitt durch den Kopf einer älteren Larve von Petromyzon Planeri. Nach v. KUPFFER (1894). Bezeichn. s. Erkl. zu Fig. 11.

Fig. 15. Kopf einer 4 mm langen Larve von Petromyzon Planeri. *Hy. R.* Gemeinsame Mündung von Hypophyse und Geruchsorgan.

besatz schwindet, und es treten Hornzähne auf, über deren Entwickelung später zu berichten sein wird. Das Velum verfällt der Rückbildung, und an der Ventralseite der Mundhöhle entsteht die mächtige Zunge mit ihren Knorpeln und Muskeln (s. unten, vgl. M. P. BUJOR).

β) Myxinoiden.

Unsere Kenntnis der Entwickelung des Mundes und der Mundhöhle der Myxinoiden ist noch eine sehr fragmentarische. Einigen Angaben von PRICE über Bdellostoma Stouti folgte eine auf reicherem Material beruhende Darstellung von v. KUPFFER, der wir uns hier anschließen. In dem jüngsten bekannt gewordenen Stadium, in welchem der Verschluß des Neuroporus eben vollzogen war, die Abhebung des Darmrohres noch nicht begonnen hatte, bestand eine kurze, vom Ektoderm ausgekleidete Mundbucht, die nach vorn weit durch den das Vorderhirn bergenden Teil des Kopfes überragt ward. Im Grunde der Mundbucht stößt das Ektoderm an das Entoderm, es besteht eine Rachenhaut.

Nachdem der vordere Teil des Darmes sich zum Rohre abgeschlossen hat, schwindet die Rachenhaut und damit die Grenze des Bereichs von Ento- und Ektoderm. Dicht vor der (primären) Mundöffnung liegt an der Unterfläche des überragenden Teiles des Vorderkopfes die Anlage des Geruchsorgans (Fig. 16 *R.*) als eine unpaare Einsenkung des Ektoderms, die später rechts und links von der Medianebene in je einen Blindsack auswächst. Von dieser Anlage aus zieht eine Rinne dorsal von der Mundöffnung beginnend, in den Munddarm hinein und

läuft an seiner dorsalen Wand in der Gegend des vordere Chordaendes aus. Diese Rinne wird jederseits durch eine von der dorsalen Darmwand ausgehende Falte gegen den Hauptteil des Darmes abgegrenzt. Indem beide Falten sich verbreitern und median miteinander verschmelzen, wird der vorher als Rinne erscheinende dorsale Teil des

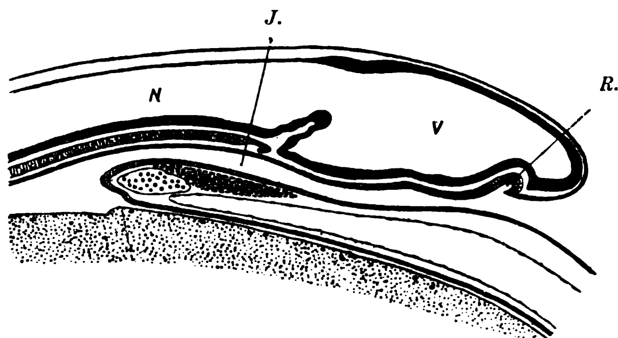


Fig. 16. Bdellostoma Stouti. Medianer Längsschnitt durch jungen Embryo nach v. KUPFFER. Bezeichnungen für Fig. 16—18. *Ch.* Chorda dorsalis. *Hy.* Hypophyse (Nasenrachengang). *I.* Darmrohr. *Inf.* Infundibulum. *L.* Zungenwulst. *M.* Mittelhirn. *M.H.* Mundhöhle. *N.* Hinterhirn. *R.* Geruchsorgan. *Sec.R.H.* secundäre Rachenhaut. *V.* Vorderhirn.

Munddarmes von dem ventralen Teil abgetrennt (Fig. 17). Der letztere bildet die bleibende Mundhöhle (*M.H.*), das dorsale Rohr den Hypophysenkanal (*Hy.*), in den vorn die Nasenhöhle (*R.*) mündet (Nasenrachengang). Der Hypophysenkanal ist anfänglich hinten blind geschlossen und setzt sich erst später mit dem Darm in der Gegend

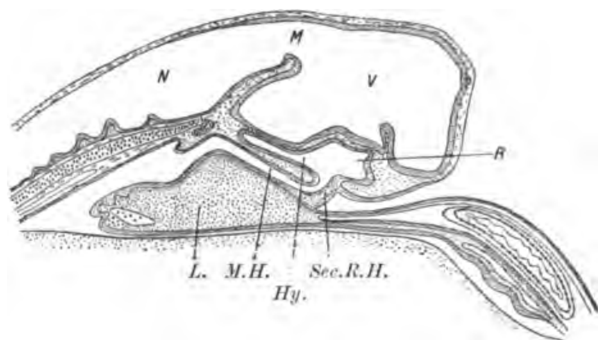


Fig. 17. Bdellostoma Stouti. Medianer Längsschnitt durch einen Embryo nach v. KUPFFER. Bezeichn. s. Erkl. zu Fig. 16.

des vorderen Chordaendes in Kommunikation (Fig. 18). Die Scheidewand zwischen Hypophysengang und (sekundärer) Mundhöhle ward von v. KUPFFER als Archipalatum bezeichnet. Während der Ausbildung desselben hat sich unmittelbar vor dem Bereich der Nasenanlage eine sekundäre Rachenhaut ausgebildet (Fig. 17 *Sec.R.H.*), mit welchem dann der untere Rand des Archipalatum verwächst (Fig. 18). Sekundäre Mundhöhle und Nasenrachengang (Hypophysenkanal, *Hy.*)

entbehren damit zeitweilig einer vorderen Oeffnung. Später schwindet die sekundäre Rachenhaut. Statt der primären Mundöffnung finden sich dann am Vorderteil des Kopfes 2 Oeffnungen, der bleibende (sekundäre) Mund und die vordere Mündung des Nasenrachenganges. Noch vor der Herstellung der Mundöffnung entwickeln sich die 4 den Myxinoiden zukommenden Tentakelpaare. Ein Paar entsteht am Eingang in den Nasenrachengang, 3 Paar zur Seite der Mundöffnung. Bemerkenswert ist, daß anfänglich die Mundanlage einen quergestellten schmalen Spalt bildet, ähnlich der Mundöffnung einer Störlarve, während später der Mund rundliche Form hat (Dean). Aehnliches trat uns auch bei Petromyzon entgegen.

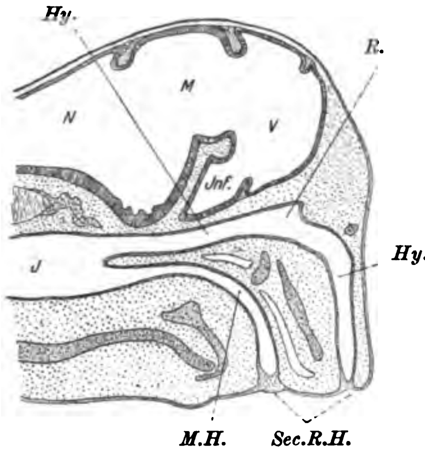


Fig. 18. Bdellostoma Stouti. Medianer Längsschnitt durch älteren Embryo. Nach v. Kupffer. Bezeichn. s. Erkl. zu Fig. 16.

Die Anlage des Velum beschreibt v. Kupffer in einem Stadium, in welchem bereits 15 Kiementaschen angelegt sind. Es geht nicht wie bei Ammocoetes aus dem Rest der Umgrenzung der Rachenhaut hervor, sondern entsteht aus zwei mächtigen Wülsten, die rechts und links von der Medianebene an der Dorsalwand des Darmes vor dem Bereich der 1. Kiementasche in das Lumen einspringen und caudalwärts in je einen frei vorragenden Zapfen auslaufen.

c) Gnathostomen.

Indem wir jetzt zu den gnathostomen Fischen übergehen, beginnen wir bei den Selachiern. Wir folgen der Darstellung, welche C. K. Hoffmann (1896) speciell für Acanthias vulgaris giebt. Das Entodermrohr läuft bei Embryonen von 4—8 Urwirbeln unter allmählicher Verjüngung bis zum vorderen Körperende. Der vorderste Teil des Darmrohres verliert späterhin sein Lumen und wird zu einem soliden Zellstrang, zur Anlage der „anterior head cavity“; sein Homologon finden wir im sogenanten präoralen Darm des jungen Ammocoetes. Er trennt sich von dem übrigen Entoderm, das auch in seinen vorderen Teilen ein weites Lumen behält. Gegen die ventrale Wand des vordersten Teiles des bleibenden Entodermrohres buchtet

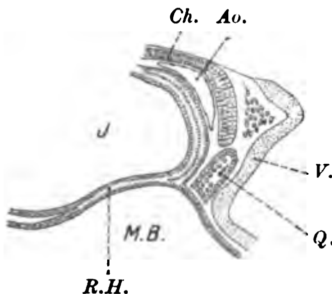


Fig. 19. Acanthias vulgaris. Embryo von ungefähr 42—44 Somiten. Medianer Längsschnitt. Gegend der Mundbucht. Nach C. K. Hoffmann. Bez.: *Ao.* Aorta. *Ch.* Chorda. *J.* Darmrohr. *M.B.* Mundbucht. *Q.* Querkanal des ersten palingenetischen Somits. *R.H.* Rachenhaut. *V.* Vorderhirn.

sich das Ektoderm vor (Fig. 19) und legt sich ihm auf einer ziemlich langen, aber schmalen Strecke an, es entsteht also eine allerdings ganz flache, rinnenartige Mundbucht (*M.B.*) [vgl. auch BALFOUR 1878], deren Boden eine dünne Rachenhaut bildet (*R.H.*) [bei Embryonen von 31 und mehr Somiten]. Bei Embryonen mit 50 Somiten reißt die Rachenhaut ein, sie geht aber nicht gleich gänzlich verloren, vielmehr erhält sich noch längere Zeit ihr dorsaler (vorderer) Teil als niedriger Vorsprung.

Dicht vor diesem Rest der Rachenhaut legt sich nunmehr erst die Hypophyse als eine schlauchförmige Einstülpung des Ektoderms an, die nach vorn und dorsalgerichtet vordringt. Dieses späte Auftreten der Hypophyse wurde kürzlich auch durch HALLER bestätigt.

Von Ganoiden ist vor allem für Acipenser sturio die Entstehung der Mundbucht und der Mundöffnung durch v. KUPFFER im einzelnen verfolgt worden. Nach ihm erfolgt die Anlage des Stomodaeums am 3. Tage nach der Befruchtung als eine duplicaturartige Einbuchtung der basalen Lage des zweischichtigen Ektoderms. Es besteht kein Lumen. Zwischen die beiden Lagen dieser Einbuchtung, senkt sich etwas später auch die oberflächliche Ektodermanlage, die sogenannte Deckschicht, ein (Fig. 20). Dem Grunde der Anlage der Mundbucht steht ein kurzes, vorn blind geschlossenes Divertikel entgegen, die bereits ventral geschlossene Anlage des Vorderdarmes. Ueber der Mundanlage liegt eine als Haftscheibe (*h.*) bezeichnete Verdickung der Grundschicht des Ektoderms und über dieser die Mündung der Hypophysenanlage (*Hy.*), dicht unter der sogenannten unpaaren Riechplatte, welche die Stelle des Neuroporus einnimmt. Die Anlage der Haftscheibe hat also eine ähnliche Lage wie die Anlage der Oberlippe der jungen Ammocoetes, ohne daß daraus etwa auf eine Homologie beider Dinge geschlossen werden darf.

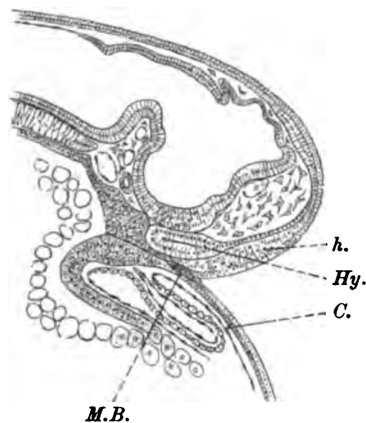


Fig. 20. Acipenser sturio. Embryo 70 Stunden nach der Befruchtung. Medianschnitt durch den Vorderkopf. Nach v. KUPFFER. *C.* Herz. *h.* Tentakelanlage (Haftscheibe nach KUPFFER). *Hy.* Hypophyse. *M.B.* Mundbucht.

Die Anlage des Vorderdarmes verlängert sich mit der fortschreitenden Abhebung des Keimes vom Dottersack nach hinten zu, indem sie sich auf immer weitere Strecken ventral abschließt. Dabei verdickt sich ihre ventrale Wand, so daß das Lumen auf einen engen Spalt reduziert wird (Fig. 20). Der Vorderdarm wird solide und läßt als solide Ausbuchtungen die Kiemenanlagen auftreten. Das Stomodaeum verschmilzt am 4. Tage nach der Befruchtung, in der Zeit des Ausschlüpfens der Larve, mit dem Vorderdarm, so daß nunmehr eine Abgrenzung des ektodermalen Teiles vom Entoderm nicht mehr mit Sicherheit möglich ist. Am 3. Tage nach dem Ausschlüpfen stellt sich dann ein Lumen im gesamten Vorderdarm her, der Mundspalt öffnet sich.

Bei Teleosteern entbehrt die Vorderdarmanlage bereits in frühesten Stadien eines Lumens, indem ihre Wände einander unmittelbar berühren (Fig. 21). Auch die von ihr seitlich ausgehenden Anlagen der Kiemenspalten zeigen das gleiche Verhalten. Vorn legt sich die flache entodermale Anlage dem Ektoderm an. Von ihm geht keine umfänglichere Stomodäalbildung aus. Es ist sogar gelegentlich das Auftreten einer solchen völlig geleugnet worden, obwohl die Anwesenheit von Zähnen auch in den hinteren Teilen des Kopfdarmes es möglich erscheinen läßt, daß das Ektoderm sich später weit nach innen verschiebt (s. u.).

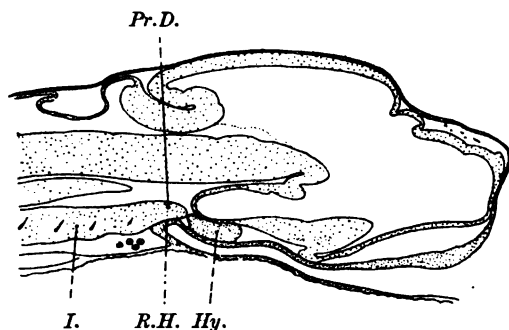


Fig. 21. Salmo irideus, 6 mm. Längsschnitt nach B. Haller. *I.* entodermaler Vorderdarm. *Pr.D.* präorales Darmdivertikel. Sonst. Bez. s. Erkl. zu Fig. 19 u. 20.

Den Bereich, in welchem das Entoderm an das Ektoderm anstößt, wird man auch hier als Rachenhaut (*R.H.*) bezeichnen müssen. Von der soliden Vorderdarmanlage ragt ein gleichfalls solider Zapfen nach vorn dorsal über den Bereich der Rachenhaut hinaus, in welchem vielleicht ein Homologon des präoralen Darmes Kupffer's zu erblicken ist (*Pr.D.*) [B. Haller 1896]. Dicht vor der Rachenhaut geht die Hypophysenanlage als ein solider Zellzapfen vom Ektoderm dorsalwärts (*Hy.*). Nachdem im Vorderdarm ein deutliches Lumen aufgetreten ist, erfolgt der Durchbruch der Rachenhaut, und zwar bei manchen Formen in einer von der Norm abweichenden Art und Weise. Wie A. Dohrn (1881) bei Gobius, Hippocampus und Belone darstellte, Julia Platt (1891) für Batrachus tau bestätigte, bricht die Mundhöhle zunächst zu beiden Seiten der Mittellinie durch und bleibt median noch eine Zeit lang geschlossen. Dadurch ähnelt die Mundanlage zeitweilig einem Kiemenspaltenpaar, was Dohrn für seine Ableitung des Wirbeltiermundes verwertet (s. u.). Offenbar handelt es sich aber nicht um eine allgemeine Erscheinung bei den Knochenfischen, denn W. C. M'Intosh und E. E. Prince fanden bei Trigla und anderen Formen, daß die Mundöffnung als ein querer Spalt in ganzer Breite sich öffnet, um sich dann allmählich zu erweitern.

Von Dipnoern wissen wir, daß Ceratodus-Embryonen eine ziemlich tiefe Mundbucht besitzen, die an der Ventralseite des Kopfes als ein quergestellter Spalt ihre Lage hat (R. Semon) [Fig. 29a]. Als quere breite Rinne erscheint sie in der Abbildung Kerr's von Lepidosiren-Embryonen.

Bei den Amphibien (Urodelen und Anuren) liegen schon in sehr frühen Stadien Entoderm und Ektoderm dicht unter der Vorderhirnanlage an der Stelle des späteren Mundes unmittelbar aneinander und verschmelzen hier zur Bildung einer Rachenhaut (Fig. 22 u. 23 *R.H.*). Bei Urodelen ist das vorderste Ende der Darmanlage anfangs solid und läßt erst später ein Lumen entstehen (Kallius)[1]). Die

1) Eine andere Deutung dieser Verhältnisse siehe bei H. Orr.

Mundanlage ist in beiden Ordnungen entsprechend der verschiedenen Form des Kopfes von sehr verschiedener Gestalt. Bei den Anuren (GÖTTE, auch REICHERT) ist sie ganz schmal und vor allem in sagittaler

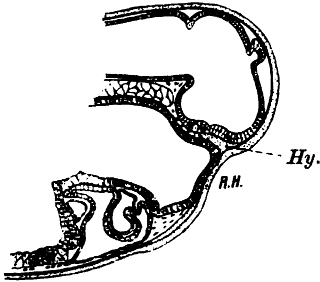


Fig. 22.

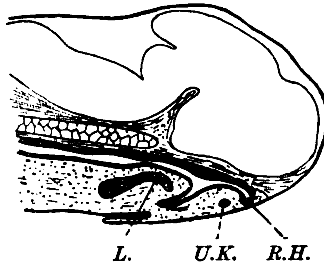


Fig. 23.

Fig. 22. Bombinator igneus. Junge Larve. Medianschnitt. Nach GÖTTE. Bez. s. Erkl. zu vorhergeh. Figg.

Fig. 23. Triton cristatus, ca. 8 mm lange Larve. Medianer Längsschnitt. Nach KALLIUS. *L.* Zungenanlage. *U.K.* Unterkiefer. *R.H.* Rachenhaut.

Richtung, bei den Urodelen in querer Richtung entfaltet (Fig. 31 u. 32) (vgl. CLARKE für Amblystoma). Eine eigentliche Mundbucht entsteht erst durch die Ausbildung der Kieferwülste (s. unten).

Als flache Einsenkung, deren Boden die Rachenhaut bildet, treffen wir die Mundanlage bei den Sauropsiden an der Ventralseite des Kopfes. So zeigt sie uns die in Fig. 24 wiedergegebene Abbildung M. v. DAVIDOFF's bei einem Embryo von Platydactylus mauretanicus (*M.B.*). Gleichzeitig beweist die Figur, daß die Mundanlage das Entodermrohr etwas hinter seinem Vorderende erreicht, so daß auch bei Sauropsiden, wie bei Fischen, ein präoraler Darmabschnitt zu unterscheiden ist. Beim Hühnchen treten nach KÖLLIKER (Entwickelungsgeschichte) die ersten Spuren eines Stomodaeums bereits am 2. Tage der Bebrütung auf. Am 4. Tage entsteht in der Rachenhaut ein senkrecht gestellter Riß, an dessen Rändern die Reste der Rachenhaut bald schwinden, sodaß am 5. Tage eine weite Kommunikation die ektodermale Mundbucht mit dem entodermalen Darmrohr verbindet.

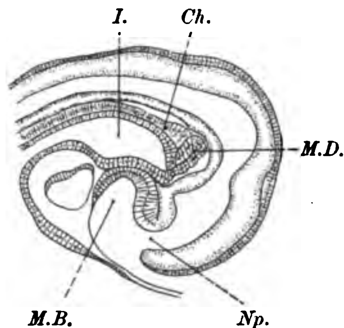


Fig. 24. Platydactylus mauretanicus nach v. DAVIDOFF. Embryo von 7 Urwirbeln. Medianer Längsschnitt. *Np.* Neuroporus. *M.D.* präorales Darmdivertikel. *M.B.* Mundbucht. *I.* Darmrohr. *Ch.* Chorda.

Säugetier-Embryonen lassen die Anlage des Mundes zu einer Zeit erkennen, in welcher der Keim noch flach dem Dotter aufliegt (nachgewiesen bei Kaninchen und Meerschweinchen (CARIUS, KEIBEL). Vor dem Teile des Ektoderms, welcher sich zur Medullarplatte gestaltet, liegt auf eine Strecke weit das Entoderm dem Ectoderm innig an (ohne trennendes Mesodermgewebe). Die Anlage der Chorda reicht bis zum hinteren

Rande dieser primitiven Rachenhaut. Mit der Abhebung der Kopfanlage vom Dotter kommt dann die Rachenhaut an die Ventralseite derselben zu liegen. Dabei verschmelzen die beiden sie bildenden Epithellagen untrennbar miteinander (Fig. 25). Die vordere dorsale Ansatzstelle der Rachenhaut (*R.H.*) ist etwas verdickt, und in den Vorsprung schiebt sich nach Keibel (1889) das ventralwärts umgebogene Vorderende der Chorda (*Ch.*) etwas vor, um sich später daraus zurückzuziehen. Die dorsale Ansatzstelle der Rachenhaut trennt die vor ihr liegende Anlage der Hypophyse und eine zuerst beim Hühnerembryo beschriebene als Seessel'sche Tasche bekannte Ausbuchtung des Entoderms. Von letzterer gehen nach v. Kupffer und Nusbaum solide Wucherungen aus, die wohl dem präoralen Darmabschnitt Kupffer's oder vielmehr dessen Anfangsstück entsprechen (W. His 1892, p. 421, und v. Kupffer 1893, p. 516)[1]. Die Mundanlage bildet sich also nicht als eine Einbuchtung des Ektoderms. Es sind vielmehr die die Mundanlage umrandenden Wülste, welche mit ihrem Auftreten bewirken, daß die Rachenhaut im Grunde einer von Ektoderm ausgekleideten Bucht zu liegen kommt (vgl. Heape, Taf. XII, Fig. 23). Die Zerreißung der Rachenhaut erfolgt bei den einzelnen Individuen und Arten verschieden früh. Bei menschlichen Embryonen war sie nach W. His bei einem 2,15 mm langen Exemplar noch erhalten, bei 3,2 mm fehlte sie bereits. Nur die dorsale Ansatzstelle ist als Vorsprung zwischen Hypophysenanlage (Rathge'sche Tasche) und Seessel'scher Tasche noch eine Zeitlang kenntlich.

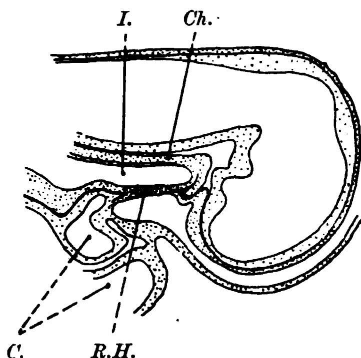


Fig. 25. Lepus cuniculus. Embryo. Medianschnitt durch den Kopf. Nach Keibel (1889). Bezeichn. s. Erkl. zu vorhergeh. Figg.

Ueberschauen wir die Art des Auftretens der Mundanlage bei den Wirbeltieren, so sehen wir erstens, daß sie nicht das Vorderende des Körpers, sondern die Ventralseite des Kopfes einnimmt, daß ferner nur in Ausnahmefällen z. B. bei Petromyzon eine tiefe Einstülpung des Ektoderms eine geräumige Mundbucht entstehen läßt, wie es bei den Wirbellosen die Regel bildet und auch bei den Tunicaten vorliegt. In der Mehrzahl der Fälle senkt sich die Gegend der Verbindung zwischen Ektoderm und Entoderm, die Rachenhaut Remak's zunächst nur unbedeutend oder gar nicht ein. Erst die Aufwulstung der Mundränder läst eine geräumigere, von Ektoderm bekleidete Mundbucht zu stande kommen. Etwas Aehnliches kommt bei der Entwickelung der Mundhöhle des Amphioxus zur Beobachtung, indem das Auftreten der Lippenfalten erst dem Vorderdarm einen von Ektoderm ausgekleideten Vorraum schafft. Während bei Amphioxus und den Cyclostomen

1) Mit der Seessel'schen Tasche darf nicht das von E. Selenka unter der Bezeichnung Gaumentasche bei Didelphys beschriebenen Gebilde zusammengeworfen werden. Diese Gaumentasche gehört, wie Selenka selbst angiebt, mit der Chorda zusammen. Nach Keibel (1889) stellt sie die letzte strangförmig ausgezogene Verbindung zwischen dem vorderen vom Entoderm sich lösenden Chordaende mit dem Entoderm vor.

wenigstens den Petromyzonten der ektodermale Vorraum durch ein Velum scharf gegen die entodermale Kopfdarmhöhle abgegrenzt bleibt, gehen bei den Gnathostomen beide Räumlichkeiten nach Schwund der Rachenhaut unmittelbar ineinander über (s. u.).

Wir betrachten nunmehr die Entwickelung der äußeren Umgrenzung der Mundöffnung und beginnen wiederum bei den Fischen. Zunächst ergiebt sich eine sehr verschiedene Gestaltung des Mundes in der ersten Anlage. Während die Mundöffnung junger Selachier-Embryonen als längsgestellter Spalt erscheint, ist sie bei allen anderen Fischen mehr in die Quere entfaltet (Fig. 26, 27, 28). Bei allen aber liegt die Mundbucht an der Ventralseite des Vorderkopfes auch dann, wenn sie beim fertigen Tiere das Vorderende des Körpers einnimmt. Die Umrandung der Mundbucht bildet bei allen gnathostomen Fischen in übereinstimmender Weise anfänglich jederseits ein oberer und ein unterer Wulst, die als Oberkiefer- und Unterkieferwulst bezeichnet werden, sie entsprechen dem oberen, resp. unteren Teil des primitiven Kieferwulstes, des 1. Visceralbogens. Anfänglich sind sie von ihrem Gegenstück median durch eine Einkerbung getrennt, die sich später ausgleicht.

Bei Selachiern umrahmt in frühen Entwickelungsstadien der 1. Visceralbogen rechts und links die Mundbucht (Fig. 26a *K.W.*). Eine geringfügige Verbreiterung der Mundbucht nach beiden Seiten etwas hinter der Mitte ihrer Länge, grenzt den unteren zur Unterkieferanlage bestimmten Teil des Kieferbogens von dem oberen, dem Oberkieferwulst, undeutlich ab. Indem an dieser Stelle die Mundbucht an Breite immer

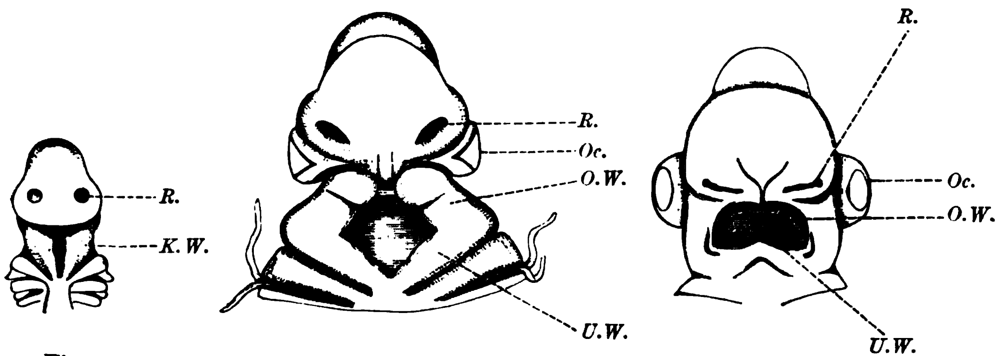


Fig. 26a. Fig. 26b. Fig. 26c.

Fig. 26. Köpfe von Selachier-Embryonen. a, b Torpedo ocellata, 8 u. 15 mm. c. Mustelus vulgaris, 2,6 mm. *K.W.* Kieferwulst. *O.W.*, *U.W.* Ober- und Unterkieferwulst. *R.* Geruchsorgan. *Oc.* Auge.

mehr zunimmt, während ihr Längsdurchmesser sich verringert (Fig. 26b), nähert sich die Form des Mundes immer mehr dem bleibenden Zustand. Oberkiefer- (*O.W.*) und Unterkieferwulst (*U.W.*) treffen in spitzem Winkel zusammen und nehmen eine mehr quere Verlaufsrichtung an. Unterhalb der stark überragenden Vorderkopfanlage, auf der die Geruchsgruben (*R.*) ihre Lage haben, springen die medialen Teile der Oberkieferwülste stark vor. Im Grunde der schmalen, beide median von einander trennenden

Einsenkung zieht eine niedrige Kante von einem zum anderen. Mit der weiteren Ausbildung des Vorderkopfes gleicht sich diese Einsenkung aus, auch die Oberkiefer- und Unterkieferwülste selbst verschwinden mehr und mehr in dem Niveau der Umgebung (Fig. 26c). Gleichzeitig macht die Einkerbung zwischen den beiderseitigen Unterkieferbogen einem medianen Vorsprung Platz [1]).

Unter den Ganoiden liegt bei jungen, kurz nach dem Ausschlüpfen stehenden Larven von Acipenser sturio (nach v. Kupffer) die oben erwähnte als Haftscheibe bezeichnete Verdickung des Ektoderms (Fig. 20 *h.*), die bald in zwei symmetrische Hälften zerlegt wird (Fig. 27). Den

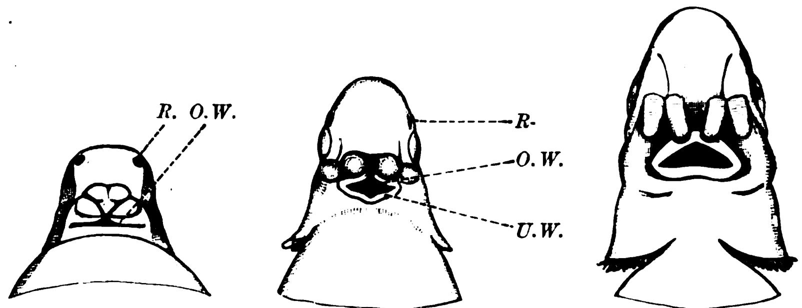


Fig. 27a. Fig. 27b. Fig. 27c.

Fig. 27a—c. Köpfe von Acipenser-Embryonen (sturio). (Bezeichn. s. Fig. 26.

oberen Mundrand bilden deutlich vorspringende, median durch einen schmalen Spalt voneinander getrennte Oberkieferwülste (Fig. 27a *O.W.*). Ihre Verschmelzung am 4. Tage nach dem Ausschlüpfen vollendet die Abgrenzung des Mundes, dessen Ränder dann Zähne hervorgehen lassen (von Knock bei Ac. ruthenus entdeckt). Nachdem diese nach dem 3. Monat des Larvenlebens wieder geschwunden sind, erfolgt die Umbildung des Larvenmundes in den Saugmund des fertigen Tieres. An der Stelle der sogenannten Haftscheibe sind inzwischen 4 knopfartige Erhebungen (*t.*) entstanden, die, in einer queren Reihe angeordnet, die Anlagen der Tentakel darstellen. Nach v. Kupffer sollen auch die lateralen aus der Haftscheibe hervorgehen. Unter fortgesetzter Verlängerung entfernen sie sich mit dem Auswachsen des Rostrums allmählich von der Mundöffnung.

Bei Lepidosteus (F. M. Balfour und W. N. Parker) zeigt die Mundhöhle bei Embryonen dicht vor dem Ausschlüpfen die Gestalt einer queren Grube. Die Höhlung erweitert sich aber rasch zu einer rhomboidal gestalteten Oeffnung, die ihre untere Abgrenzung durch die Unterkieferwülste empfängt, seitlich und oben von Oberkieferwülsten begrenzt wird, während vorn eine starke Verdickung der Epidermis, die Anlage der sogenannten Saugscheibe, seit dem 2.—3. Tage vor dem Ausschlüpfen (s. Fig. 8 *h.*, Bd. I, 6. Kap., p. 28) ihre Lage hat. Die Saugscheibe ist mit papillenartigen Erhebungen besetzt, die durch eine starke Verlängerung von gruppenweise zusammenliegenden Epidermiszellen zu stande kommen. Sie scheiden einen klebrigen Stoff ab, der zum Festhalten der aus-

1) Eine Darstellung der Mundentwickelung von Scyllium canicula gab A. Sedgwick.

geschlüpften Larve dient. Wenn die Saugscheibe auch eine ähnliche Lage besitzt wie die von v. KUPFFER als Haftscheibe bezeichnete Tentakelanlage von Acipenser, so handelt es sich doch nicht um homologe Bildungen. Unter starkem Auswachsen der Ober- und Unterkieferanlagen bildet sich allmählich die lange Schnauze des fertigen Tieres aus, an deren Spitze noch lange die Reste der der Rückbildung anheimfallenden

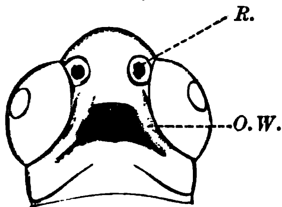


Fig. 28a.

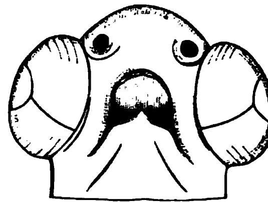


Fig. 28b.

Fig. 28. Köpfe von Embryonen von Salmo fario. a. 46 b. 47 Tage nach der Befruchtung. Bezeichn. s. Erkl. zu Fig. 26.

Saugscheibe zu erkennen sind. Sehr ähnliche Verhältnisse wie bei Lepidosteus zeigen die ersten Stadien der Mundentwickelung auch bei Amia calva (BASHFORD DEAN 1896).

Die Teleosteer zeichnen sich durch verhältnismäßig recht schwach hervortretende Oberkieferwülste aus. Bei Salmo fario wenigstens heben sie sich (46 Tage nach der Befruchtung) nur in den lateralen Teilen der der Mundränder wulstartig ab (Fig. 28a *O.W.*).

Von den Dipnoern ist die Entwickelung des Mundrandes, wie durch R. SEMON für Ceratodus beschrieben wurde, kompliziert durch den Anschluß des Geruchsorgans an die Mundhöhle. Bei Ceratodus-Embryonen liegen dicht vor der ziemlich tiefen, quergestellten Mundbucht die Anlagen des Geruchsorgans (Fig. 29a *R.*). Beide Riechgruben setzen sich durch eine bogig vor der Mundbucht verlaufende Rinne miteinander in Verbindung, deren mittlerer Teil aber später wieder verstreicht, so daß von jeder Riechgrube nur eine kurze Rinne median- und mundwärts verläuft (Nasenrinne). In der unteren (hinteren) Abgrenzung der Mundbucht wölben sich die Unterkieferwülste (Fig. 29b *U.W.*) vor. In der ersten Zeit nach dem Ausschlüpfen des jungen Fisches bricht die Mundbucht durch, und in gleicher Zeit treten als obere, resp. vordere Abgrenzung 2 Wülste auf, die Oberkieferwülste (Munddachplatten *O.W.*). Beide sind

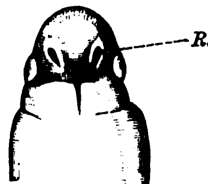


Fig. 29a.

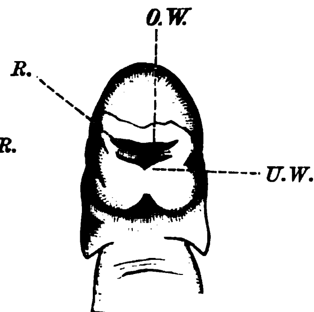


Fig. 29b.

Fig. 29a, b. Köpfe von Ceratodus-Embryonen nach R. SEMON. Bezeichn. s. Erkl. zu Fig. 26.

1) Außer bei v. KUPFFER finden sich Darstellungen der Mundentwickelung von Acipenser bei W. A. PARKER und F. M. BALFOUR (Handb. d. vergl. Embr.).

anfänglich median durch eine Furche getrennt, verschmelzen aber (etwa 2 Wochen nach dem Ausschlüpfen) miteinander (Fig. 29b). In ihrem Bereich entstehen die Vomer- und Pterygo-palatinzähne. Die Mundhöhle stellt mit dem Auftreten der Oberkieferwülste eine quere Grube vor und ähnelt damit dem Munde des Störembryos. Weiterhin erfährt sie eine erhebliche Vergrößerung nach den Seiten. In der seitlichen Umrandung der Riechgrube hat sich jederseits ein Saum ausgebildet, der zum Mundwinkel zieht (Fig. 30 *L.*). An seiner Innenseite liegt die Nasenrinne

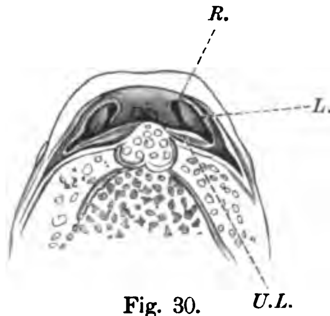


Fig. 30.

Fig. 30. Ceratodus, junger Fisch. Nach R. SEMON. *R.* Nasenrinne. *L.* Falte von der Riechgrube zum Mundrand. *U.L.* Unterlippe.

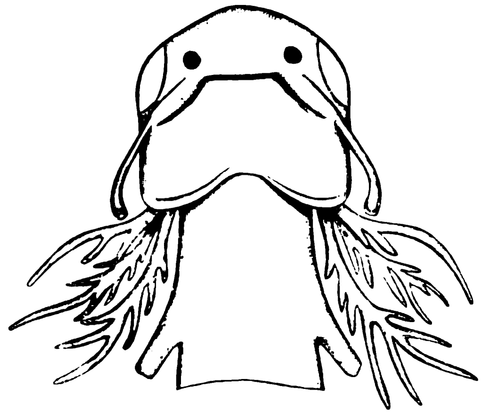
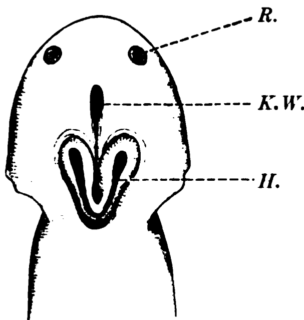


Fig. 31.

Fig. 31. Triton alpestris. 8 mm lange Larve. Ventralansicht.

(*R.*). Mit der Verbreiterung des Mundes läuft der Saum schräg von vorn- innen nach hinten- außen, und diesem Verlauf schließt sich auch die Nasenrinne an. Sie wird durch den Saum der Mundhöhle angeschlossen. Bekanntlich überwölben sich die Nasenrinnen, es scheidet sich damit eine äußere Nasenöffnung von der Choane. Die letztere liegt unmittelbar an der Reihe der Pterygo-palatinzähne. Endlich wird durch eine bogenförmig vor den äußeren Nasenöffnungen verlaufende Falte Mund und Nasenhöhle gemeinsam umrandet.



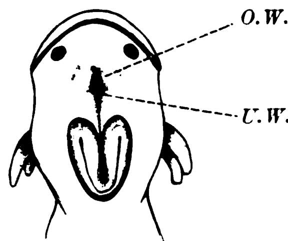




Fig. 32a. Fig. 32b. Fig. 32c.

Fig. 32a—c. Rana temporaria. Junge Larven. *K.W.* Kieferwulst. *O.W.*, *U.W.* Ober- und Unterkieferwulst. *R.* Riechgrube. *H.* Haftorgan.

Eine sehr erhebliche Uebereinstimmung mit der Entwickelung des Fischmundes findet sich unter den Amphibien bei Urodelen und Anuren. Bei Triton läßt sich schon frühzeitig die Mundanlage caudal von den runden Nasenöffnungen an der Ventralseite des Kopfes als bogenförmig verlaufender schmaler Streifen erkennen. In den seitlichen Teilen desselben wulstet sich später der Vorderrand jederseits etwas auf, so daß man hier von den Oberkieferwülsten sprechen kann (Fig. 31), dann erfolgt gleich der Durchbruch der Mundöffnung in ganzer Ausdehnung der Anlage. Seitlich legt sich der obere Mundrand etwas über den unteren Rand hinweg, so daß nur median auch bei geschlossenem Maul die Eintrittsöffnung für den respiratorischen Wasserstrom offen bleibt. Aehnlich scheint die Mundentwickelung auch bei Proteus abzulaufen (R. Wiedersheim).

Nur wenig anders liegen die Dinge bei Rana (Fig. 32). Die schmale, längsgestellte Mundanlage begrenzen anfänglich seitlich die noch einheitlichen Kieferwülste (Fig. 32a). An jedem der beiden macht sich dann von der Mundbucht aus eine Trennung in Ober- und Unterkieferwulst bemerkbar (Fig. 32b *O.W.* u. *U.W.*). Entsprechend der Grenze zwischen letzteren erweitert sich nun der Mund zu einer rhomboidal gestalteten Grube, die nun nach oben durch die Oberkiefer-, nach unten durch die Unterkieferwülste begrenzt wird (Fig. 32c). Die medianen Einkerbungen zwischen den Wülsten beider Seiten gehen schließlich verloren, so daß nunmehr das Rundmaul der Larve vorliegt[1]).

Den beiden besprochenen Ordnungen stehen die Gymnophionen durch einen scheinbar ganz verschiedenen Ablauf der Entwickelung des Mundrandes gegenüber (P. u. F. Sarasin, vor allem A. Brauer). Bei Hypogeophis rostratus (Brauer) wird die Mundbucht zunächst nach oben von dem Wulst des Vorderkopfes überragt (Fig. 33a). Auf diesem liegen die tellerförmig gestalteten Riechgruben (*R.*). Die untere und seitliche Abgrenzung geben die Kieferwülste (*K.W.*), die anfänglich auch ventral voneinander getrennt sind, später (bei Embryonen von 18 cm Länge) hier miteinander verschmelzen. Bei 1,5 cm langen Embryonen beginnt am dorsalen Teil des Kieferwulstes ein Vorsprung sich auszubilden, der für die seitlichen Teile der Mundspalten die obere Abgrenzung bildet. Man bezeichnet ihn als Oberkieferwulst (-fortsatz) [Fig. 29b *O.W.*], obwohl er keineswegs dem ganzen Oberkieferwulst der Selachier, Ganoiden oder Dipnoer entspricht (s. u.). Beide Oberkieferwülste sind ziemlich weit voneinander entfernt. Zwischen ihnen fehlt noch eine scharfe Abgrenzung des Bereiches

1) Bei Bombinator beschreibt Götte die Verhältnisse anders (5. Bd., 6. Kap., Fig. 23). Zur Seite der Mundanlage gliedert sich der anfangs einheitliche Kieferwulst in ein paar obere und untere Vorragungen, die Ober- und Unterkieferwülste. Die Oberkieferwülste sind voneinander median getrennt, und von hier aus führt jederseits eine Rinne seitlich von einer durch das Vorderhirn bedingten schmalen Vorwölbung empor zu der Nasengrube. Diese Verbindungen zwischen Nasengrube und Mundbucht, von denen bei Rana nichts zu erkennen ist, werden bald ausgeglichen, und gleichzeitig rücken die beider Nasengruben etwas auseinander, indem der dem Vorderhirn entsprechende Wulst sich jederseits fortsatzartig verbreitert und dadurch mit dem Oberkieferwulst in Verbindung tritt. Die Ausbildung der Choane hat mit der oben erwähnten, von der Riechgrube abwärts führenden Rinne übrigens nichts zu thun, sie entsteht vielmehr auch hier durch einen direkten Durchbruch der Riechgrube in den Vorderdarm. Hinsberg konnte bei Bombinator ebensowenig wie bei Rana etwas von einer Rinnenbildung zwischen Nasengrube und Mundbucht entdecken.

der Mundhöhle gegen die Gesichtsfläche des Vorderkopfes. Bald nach der Sonderung der Oberkieferwülste entsteht in der Fortsetzung der Nasengrube nach abwärts jederseits die Nasengaumenrinne, welche den Oberkieferwulst medial scharf abgrenzt (Fig. 33c u. d). Ihre Ränder sind verdickt. Ihr äußerer Rand, der laterale Nasenwulst (*L.N.W.*), hängt

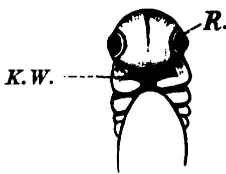


Fig. 33a.

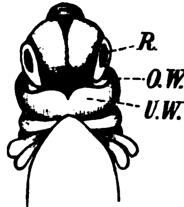


Fig. 33b.



Fig. 33c.

Fig. 33a—e. Hypogeophis rostratus. Larven verschiedenen Alters nach A. Brauer. *M.N.W.* medialer, *L.N.W.* lateraler Nasenwulst. Sonstige Bezeichn. s. Erkl. zu Fig. 28.

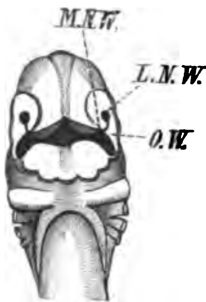


Fig. 33d.

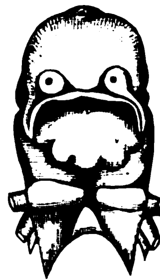


Fig. 33e.

ohne scharfe Grenze mit dem Oberkieferwulst zusammen, ihr innerer Rand, der mediale Nasenwulst (*M.N.W.*), bildet medial vom Oberkieferwulst an der Grenze von Gesichts- und Gaumenfläche der Kopfanlage eine vorspringende Kante und nimmt damit Anteil an der Bildung des oberen Mundrandes (Fig. 33d). Dieser besteht also jederseits aus dem Oberkieferwulst und in dessen Fortsetzung nach innen zu aus dem untersten Teil des medialen Nasenwulstes. Eine mediane, zeitweilig bestehende Einziehung des oberen Mundrandes wird später ausgeglichen. Schon bei 2,1 cm langen Embryonen läuft eine scharf vorspringende Hautfalte als Anlage der Oberlippe am oberen Mundrand entlang (Fig. 33d). Den Abschluß der Entwickelung des Mundrandes bildet die Ueberbrückung der Nasenrinne, indem der mit dem lateralen Nasenwulst zusammenhängende Oberkieferfortsatz mit dem medialen Nasenwulst verwächst und dadurch die Trennung der äußeren Nasenöffnungvon der in die Mundbucht mündenden Choane (Fig. 33e) herbeigeführt wird.

Die auf den ersten Blick erheblich erscheinende Abweichung in der Entwickelung des oberen Mundrandes bei Gymnophionen einerseits, Urodelen und Anuren andererseits hängt mit der Verschiedenheit der Entwickelung des Geruchsorgans zusammen (s. bei diesem). Während bei den letzteren die Nasenhöhle direkt in die Mundhöhle durchbricht, setzt sie sich bei den Gymnophionen durch Vermittelung der Nasenrinne mit ihr in Verbindung, deren Ueberbrückung erst die äußere Nasenöffnung und Choane scheidet. So tritt

der obere Mundrand im ersteren Falle einheitlich, im letzteren in einzelne Komponenten zerlegt auf, die wir bei den Amnioten wiederfinden. Wenn man berechtigt ist, die Bildung der Choane durch Vermittelung der Nasenrinne für den ursprünglichen Entwickelungsmodus zu halten, so folgt, daß die Entwickelung des oberen Mundrandes bei Urodelen und Anuren eine sekundäre Vereinfachung erfahren hat.

Die Sauropsiden stimmen in allen wesentlichen Punkten der Mundentwickelung mit den Gymnophionen überein. Die anfänglich in sagittaler Richtung langgestreckte Mundöffnung wird, wie VÖLTZKOW im besonderen für das Krokodil darstellt, zu einem queren Spalt, der nach unten von den Unterkieferwülsten, seitlich von den Oberkieferwülsten, nach oben vom Vorderkopf begrenzt wird (I. Bd., 6. Kap., S. 79). In des letzteren Bereich sind inzwischen die Riechgruben, welche, die Enden der Oberkieferwülste scharf markierend, auf die Gaumenfläche übergreifen, und in Zusammenhang damit die Nasenwülste entstanden. Der mediale Nasenwulst bildet in der Verlängerung des Oberkieferwulstes einen Teil des oberen Mundrandes. Er wird von dem anderseitigen durch eine Einkerbung getrennt. Das Gebiet zwischen den Nasenrinnen wird auch als mittlerer Stirnfortsatz, die lateralen Nasenwülste als seitliche Stirnfortsätze bezeichnet. Gleichzeitig mit dem Abschluß der Nasenrinne zu einem Kanal durch Verwachsung der medialen und lateralen Nasenwülste (Huhn BORN) oder etwas später (die übrigen Ordnungen) verwachsen auch die vorderen Enden der Oberkieferwülste mit den medialen Nasenwülsten. Schon vorher ist die Einziehung zwischen den beiden letzteren, die namentlich beim Krokodil stark über das Niveau des medianen Teiles des Stirnwulstes vorspringen, geschwunden, indem beide miteinander zur Herstellung der Nasenscheidewand verschmelzen, so daß nunmehr der obere Mundrand fertig vorliegt. Ebenso schwindet die Einkerbung zwischen den beiden Unterkieferwülsten.

Auch bei den Säugetieren finden wir an der Abgrenzung der Mundbucht anfänglich Unter-, Oberkieferwulst und Vorderkopf beteiligt (Fig. 34). Der sehr geräumige Eingang zur Mundbucht verkleinert sich allmählich in sagittaler Richtung wesentlich durch stärkere Vorwölbung des Vorderkopfes (Fig. 35). Nachdem die Nasengaumenrinne[1]) zur Ausbildung gelangt ist, bildet die wulstförmige mediale Umrandung derselben, der mediale Nasenwulst (Fig. 36 *M.N.W.*), mit seinem unteren Ende, dem Processus globularis (W. HIS), jederseits medial vom Oberkieferwulst eine deutliche Abgrenzung des Mundes. Beide verschmelzen miteinander (beim Menschen im 2. Monat). Später rücken die beiden Processus globulares aneinander und bringen dadurch die mediane Einkerbung des oberen Mundrandes zum Verschwinden und damit letzteren zur Vollendung. Auch die mediane Einkerbung zwischen den beiden Unterkieferwülsten schwindet frühzeitig.

Im Bereich der Processus globulares, wie an den Oberkieferfortsätzen entsteht an ihrer den Mundrand bildenden Fläche eine ihrem Außenrand parallele Rinne, welche einen Kiefer- und einen

1) Thatsächlich besteht keine offene Nasenrinne, wie es zeitweise angenommen wurde; vielmehr stehen ihre Begrenzungsflächen durch eine Epithellamelle miteinander in Verbindung (HOCHSTETTER), so daß bei gut erhaltenen Embryonen die Abgrenzungen der Wulstbildungen der Gesichtsanlage weniger deutlich sind (KEIBEL 1893).

Lippenteil voneinander abgrenzt (Fig. 37a), und, wie Kollmann beschreibt, einer Einsenkung des Epithels entspricht. Das Gleiche vollzieht sich an der Unterkieferanlage. Der Zerfall innerhalb dieser

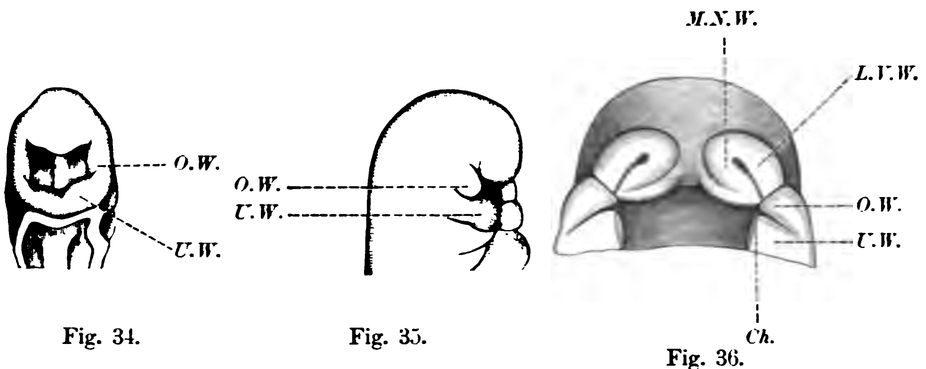


Fig. 34. Fig. 35. Fig. 36.

Fig. 34. Menschlicher Embryo, 2,4 mm. Ventralansicht des Kopfes nach W. His. Bez. s. Erkl. zu vorhergeh. Figg.

Fig. 35. Menschlicher Embryo, 2,6 mm. Seitenansicht des Kopfes nach W. His.

Fig. 36. Rhinolophus hipposiderus, Embryo. Oberer Mundrand nach Entfernung des Unterkiefers. *Ch.* Primitive Choane.

Epithelleisten befreit die Lippenanlage von den Kieferrändern und läßt damit die Anlage des Vestibulum oris zustande kommen. Der Kieferteil der Mundränder wird der Sitz der Zahnleiste. Die mediane Spaltung des oberen Mundrandes erhält sich bei vielen Säugetieren im Bereich der Oberlippe, beim Menschen nur andeutungsweise im Philtrum (s. u.).

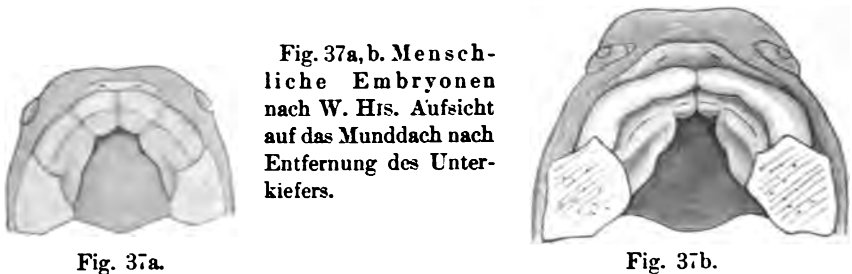


Fig. 37a, b. Menschliche Embryonen nach W. His. Aufsicht auf das Munddach nach Entfernung des Unterkiefers.

Fig. 37a. Fig. 37b.

Eine eigentümliche Bildung in der Umgebung des Mundes beschreibt Selenka bei Didelphys-Embryonen als Schnabelschild. Es handelt sich um eine kragenartige Umrahmung des Mundspaltes durch eine in 6 Zipfel ausgezogene Platte verhornter Epidermiszellen. Es besteht nur in den letzten Tagen vor der Geburt des Embryo. Beim Neugeborenen ist es nur noch in Spuren erkennbar (I. Bd., 6. Kap., S. 115, Fig. 48h).

Aus der Entwickelung der Mundränder erklären sich die Mißbildungen der Gegend als Hemmungsbildungen. Eine mediane Spalte im Bereich der Oberlippe, die nach oben zu bis zwischen die äußeren Nasenöffnungen eindringen und die beiden Zwischenkieferhälften trennen

kann, entspricht dem Raum zwischen den Processus globulares. Die sog. Hasenscharte, äußere Lippen- resp. Nasenspalte, entsteht durch mehr oder weniger weitgehendes Offenbleiben der Spalte zwischen medialem und lateralem Nasenwulst. Sie kann zwischen Ober- und Zwischenkiefer in die Tiefe dringen und mit einem Defekt an der Gaumenbildung (Wolfsrachen) verbunden sein. Endlich kann sich die Rinne zwischen seitlichem Nasenwulst und Oberkieferwulst als schräge Gesichtsspalte erhalten. Eine Verbreiterung der Mundöffnung nach außen: Makrostomie (quere Gesichtsspalte) entsteht durch einen Defekt in der Ausbildung der Wange; eine mediane Spaltung der Unterlippe findet in dem paarigen Aufbau der unteren Mundabgrenzung ihre Erklärung. (Ueber Besonderheiten in der Ausbildung des Lippenrotes beim Menschen s. A. STIEDA.)

Ein Ueberblick über die Entstehung der Mundabgrenzung zeigt, daß der untere Mundrand bei allen Gnathostomen in annähernd übereinstimmender Weise zustande kommt, während am oberen Mundrand Verschiedenheiten zur Beobachtung kommen. Dies hat W. HIS (1892) dazu geführt, in ausschließlicher Betonung der Unterschiede vier verschiedene Arten der Bildung des oberen Mundrandes (uneigentlich Oberlippe) aufzustellen. HIS unterscheidet die „Gesichtslippe“, zu deren Bildung wie bei den Amnioten und Gymnophionen der mittlere Stirnfortsatz mit den Oberkieferfortsätzen (-wülsten) zusammentritt, ferner die „Gaumenlippe“ bei Selachiern und Teleosteern, die unter sich wiederum eine durchgreifende Verschiedenheit zeigen sollen. Bei den Knochenfischen schließt HIS aus der Anteilnahme des Praemaxillare an der Umgrenzung des Mundes, daß hier neben den Oberkieferwülsten auch der Stirnfortsatz, dessen Material bei den höheren Vertebraten bekanntlich das Praemaxillare liefert, an der Mundrandbildung beteiligt ist. Der Unterschied gegenüber den höheren Wirbeltieren wird durch die Lagerung des ganzen Geruchsorgans außerhalb des Mundbereichs gegeben. Bei den Selachiern dagegen kommt der obere Mundrand allein durch den medianen Zusammenschluß der Oberkieferwülste zustande. Endlich repräsentieren viertens die Cyclostomen den Typus der Rachenlippe, die im Gegensatz zum oberen Mundrand der Gnathostomen ihre Lage hinter der Hypophysenanlage besitzt.

Durch KEIBEL (1893) wurde gegenüber dieser allein die Unterschiede hervorhebenden Darstellung ein wesentlicher Fortschritt gebracht, insofern er zunächst die prinzipielle Uebereinstimmung der Entwickelung des oberen Mundrandes bei Selachiern und Teleosteern betont. In beiden Ordnungen kommt allein der Oberkieferwulst bei der Bildung des oberen Mundrandes in Betracht. KEIBEL versuchte aber weiter die Entwickelung des oberen Mundrandes bei Fischen und höheren Formen miteinander in Verbindung zu bringen. Er ging von Zuständen aus, in denen die Geruchsgrube sich mundwärts in eine medial von einer Klappe begrenzte Rinne fortsetzt (einzelne Selachier, namentlich Rochen). Die Nasenklappe würde dem medialen Nasenwulst der höheren Formen entsprechen. Die Klappen beider Seiten können durch eine quergestellte Hautfalte miteinander verbunden sein und sich an das Gebiet der Oberkieferfortsätze direkt anlehnen, in welchen Fällen dann eine Bildung vorliegt, die mit dem äußerlichen Verhalten des mittleren Stirnfortsatzes und seiner seitlichen Teile eine gewisse Aehnlichkeit nicht verleugnen kann. Eine Verschmelzung dieser Klappenbildung mit dem von den Oberkieferwülsten gelieferten Mundrand sollte zu der bei den höheren

Wirbeltieren vorliegenden Beteiligung des Stirnfortsatzes an der Mundbegrenzung hinüberleiten. Die Ueberbrückung der Nasenrinne, die Scheidung einer äußeren Nasenöffnung und einer Choane wäre ein weiterer Schritt; endlich sollte die Ausbildung von Zähnen vor der Choane die letztere in den Mundbereich ziehen.

Bei dieser Ableitung wird man bedenken müssen, daß es nicht möglich scheint, in den Entwickelungsstadien des Amniotenmundes die von ihr angenommenen Etappen wiederzufinden.

Jedenfalls wird der Versuch, die Verschiedenheit der Entwickelung des oberen Mundrandes bei Fischen und höheren Formen aufzuklären, von der Umgestaltung des Geruchsorgans auszugehen haben. Besonders wichtig ist hier die in verschiedenen Fällen auftretende Fortführung der Riechgrube durch eine Rinne, die gegen die Mundöffnung hinzieht und einen Teil des respiratorischen Wasserstroms das Geruchsorgan durchfließen läßt. Im Prinzip ähnlich, im einzelnen verschieden durchgeführt, finden wir solche Einrichtungen mehrfach in der Fischreihe. Sie erreichen die größte Vollkommenheit bei den Dipnoern, bei denen die Nasenrinne zu einem Kanal abgeschlossen wird dessen innere Mündung, die Choane, dabei bis an die Zahnreihe herangeführt ist. Bei den höheren Vertebraten überschreitet nun die Nasenrinne den Mundrand, die Choane kommt in den Bereich der Mundhöhle zu liegen. An diesen Znstand schließen sich endlich die Veränderungen an, welche die Mündung der Nasenhöhle noch weiter nach hinten verlegen, zur Bildung der sekundären Nasenhöhle mit den sekundären Choanen führen.

Wir sehen nun, daß bei allen gnathostomen Fischen Oberkieferwülste auftreten, die meist zuerst durch einen schmalen Spalt median getrennt sind, später miteinander verschmelzen, Bei Gymnophionen und Amnioten liegen die Dinge nur insofern anders, als die Nasenrinnen von der Gesichtsfläche auf das Munddach übergreifen. Dadurch wird jederseits das Material, welches die mittleren Teile des oberen Mundrandes zu bilden hat, scharf gegen die seitlichen Teile abgegrenzt, in welchen die als Oberkieferwülste bezeichneten Verdickungen in Erscheinung traten. In dem von den beiden Nasenrinnen eingefaßten Gebiet, d. h. dem mittleren Stirnfortsatz, handelt es sich also nicht um einen neuen Baustein im Gefüge des oberen Mundrandes, sondern um einen Teil, welcher schon bei Fischen vorliegt und nur eben durch die Nasenrinnen eine Abgrenzung und durch die Beziehung zum Geruchsorgan voluminösere Ausgestaltung empfängt. Kommt es nicht zur Ausbildung der Nasenrinne, sondern brechen die Riechgruben unmittelbar in die Mundhöhle durch (Urodelen und Anuren), so unterscheidet sich die Entwickelung des oberen Mundrandes in nichts von dem der Fische. Von des Abgrenzung eines mittleren Stirnfortsatzes gegen die seitlichen Teile des oberen Mundrandes ist keine Rede mehr.

Ob man nun His darin folgen muß, daß die Mündung der Hypophyse außerhalb des Mundrandes bei den Cyclostomen ein Argument für die Aufstellung der sogenannten Rachenlippe bildet, erscheint doch fraglich. Wenn man sieht, wie weit die Abgangsstelle der Hypophysenanlage bei Acipenser den Bereich der Mundbucht überschreitet, wird man an der Stichhaltigkeit einer solchen Unterscheidung zweifeln.

c) Palaeostoma und Neostoma.

Den Abschluß dieses Kapitels möge die Darstellung der phylogenetischen Vorstellungen bilden, welche sich in reicher Fülle an die Thatsachen der Mundentwickelung anschließen.

Verschiedentlich ist die Ansicht vertreten worden, daß der Mund der Wirbeltiere dem der Wirbellosen nicht homolog sei. Zuerst tauchte diese Vorstellung bei A. Dohrn (1875) auf, und zwar im Zusammenhang mit der Hypothese von der Abstammung der Vertebraten von anneliden-artigen Vorfahren. Die Vorfahren der Wirbeltiere besaßen nach Dohrn ein oberes und unteres Schlundganglion, welche durch ein Paar den Vorderdarm einfassender Kommissuren in Zusammenhang standen. Der alte, das Nervensystem durchsetzende Oesophagus wurde später aufgegeben; an seine Stelle trat eine neue Mundbildung (Neostoma) an der ehemaligen Dorsalseite des Körpers hinter der Gegend des oberen Schlundganglions, und zwar waren es zwei median miteinander verschmelzende Kiemenspalten, welche die neue Ingestionsöffnung herstellten. Dabei wurde endlich noch eine Aenderung der Körperlage vorgenommen, indem Rück- und Bauchseite miteinander vertauscht wurden [1]). Spuren des alten Oesophagus ließen sich nicht nachweisen. Dohrn gab auch bald das Suchen nach der Lage des „Palaeostoma“ auf, nachdem er die Unmöglichkeit, den ancestralen Oesophagus durch die Rautengrube zu leiten, eingesehen hatte. Als thatsächliche Unterlage für die Herleitung des Vertebratenmundes von einem Kiemenspaltenpaar konnte Dohrn (1881) die später durch J. Platt bestätigte Beobachtung anführen, daß bei bestimmten Teleosteern der Durchbruch der Mundspalte seitlich früher erfolgt als median. Einer Verwertung dieser Beobachtung im Dohrn'schen Sinne steht aber hindernd im Wege, daß bei keiner anderen Wirbeltiergruppe etwas von einer paarigen Entstehung der Mundöffnung zu finden ist und nicht einmal bei den Knochenfischen allgemein vorliegt (s. o.).

Noch mehrfach treffen wir in der Litteratur auf die Vorstellung, daß ein ancestraler Oesophagus das Centralnervensystem durchsetzt. Sie kommt 1879 bei Kölliker zum Vorschein. Epiphysis und Hypophysis sollten die Stelle des Durchtrittes anzeigen. Aehnliches behauptete 1883 R. Owen. Es ist klar, daß unsere heutigen Kenntnisse von der Bedeutung der Epi- und Hypophyse derartigen Auffassungen den Boden entziehen.

Gerade umgekehrt wie Dohrn faßt Semper (1876—77) das Verhältnis zwischen Anneliden- und Vertebratenmund auf. Semper leitet die Vertebraten nicht direkt von Anneliden ab, sondern nimmt für beide als gemeinsame Vorfahren einfacher organisierte Würmer an. Nach ihm ist der Vertebratenmund der primitive Mund, der Annelidenmund dagegen eine Neubildung. Seine Erwerbung hatte eine Veränderung der Körperlage, welche die alte Rückseite zur Bauchseite werden ließ, zur Voraussetzung. Semper glaubte sogar in einer ektodermalen Einsenkung an der Dorsalseite von Clepsineembryonen ein Rudiment des früheren Mundes erblicken zu müssen. Wenn man nun auch die Möglichkeit der Vertauschung von Rücken- und Bauchseite nicht bestreiten kann, so wird man doch der Deutung des Befundes bei Clepsine nur skeptisch gegen-

1) Auch F. Leydig (1864) homologisiert das obere und untere Schlundganglion der Würmer mit dem Gehirn der Vertebraten, ohne auf die Verschiedenheit im Verhalten des Vorderdarms einzugehen.

überstehen und in dieser vereinzelten Beobachtung keinen stichhaltigen Grund für die SEMPER'sche Annahme erblicken können.

In letzter Linie beruht die DOHRN'sche wie SEMPER'sche Vorstellung von einer Neubildung des Mundes auf den phylogenetischen Theorien beider, ist die Konsequenz derselben, entbehrt jedoch einer einwandsfreien sachlichen Begründung. Thatsächlich bedarf es der Annahme des Durchbruchs einer zweiten Mundöffnung und einer Vertauschung von Rücken- und Bauchseite gar nicht, um die Verschiedenheit der Lagerung des Vorderdarms zum Centralnervensystem bei Anneliden und Vertebraten zu erklären. Sie beruht auf der Verschiedenheit in der Ausgestaltung des Centralnervensystems beider Klassen, der Ausbildung eines Bauchmarks bei den Anneliden, der dorsalen Entfaltung des gesamten Centralnervensystems bei den Vertebraten. Das sind Vorstellungen, wie sie bei GEGENBAUR und bei BALFOUR in seiner Besprechung der Theorien DOHRN's eingehend vertreten werden.

Den bisher besprochenen Autoren stehen 2 Forscher gegenüber, die für ein scheinbar rätselhaftes Gebilde, die Hypophysis, eine Erklärung zu finden glaubten, indem sie die Ansicht aussprachen, daß es sich hier um den Rest eines Palaeostomas handelt, während der gegenwärtige Mund der Vertebraten ein Neostoma darstelle. Der erste, der in diesem Sinne die Hypophyse in Anspruch nahm, war J. BEARD (1888). Er schließt sich DOHRN in der Annelidenhypothese an, denkt sich aber die Vorfahren der Vertebraten ohne oberes Schlundganglion und vereinfacht dadurch in willkürlichster Weise sein Problem. Auch er glaubt an die Entstehung des jetzigen Vertebratenmundes durch mediane Verschmelzung eines Kiemenspaltenpaares, während die alte Mundöffnung ihre Verbindung mit dem Vorderdarm einbüßte und noch in der Hypophyse vorliegt. Nur bei Myxine erhält sich die primitive Verbindung neben dem bereits als Ingestionsöffnung fungierenden Neostoma. Es sind Uebereinstimmungen, die BEARD zwischen der Entwickelung der Hypophyse und der des Stomodaeums von Lopadorhynchus auf Grund der KLEINENBERG'schen Untersuchungen zu erkennen meinte, die seine Auffassung entstehen ließen.

Andere Gesichtspunkte brachten v. KUPFFER (1890) zu der gleichen Auffassung der Hypophysis. Es war hauptsachlich die nachbarliche Lagerung des sogenannten präoalen Darmes zur Hypophyse (s. o.), welche in KUPFFER die Vorstellung erweckte, daß beide Teile ursprünglich in einander übergingen und ein primitives Ingestionsrohr bildeten, das erst später — warum, ist allerdings nicht zu sagen — durch den jetzigen Mund ersetzt wurde. In weiterem Ausbau dieser Hypothese deutet KUPFFER die seitlichen Ausbuchtungen seines Präoraldarmes, die Anlagen der präbranchialen Kopfhöhlen, als rudimentäre Kiemenspalten. Bei Acipenser beschreibt er einen vorübergehenden Zusammenhang zwischen Hypophyse und Kopfdarm. Auch er glaubt, daß im Nasenrachengang der Myxinoiden das Palaeostoma erhalten sei. Auch beim Amphioxus deutet er die Präoralgrube der Larve als Palaeostoma.

Auf Grund seiner eingehenden Untersuchungen der Hypophyse in sämtlichen Wirbeltierklassen trat B. HALLER ihrer Deutung als primitives Stomodaeum entgegen. Dio Hypophyse ist gar kein rudimentäres Organ, für welches erst eine Funktion gesucht werden müßte, sondern eine nachweislich in voller Funktion stehende Drüse. Ihre vorübergehende Verbindung mit dem Entoderm bei Acipenser erscheint zweifelhaft. Der Nasenrachengang der Cyolostomen ist eine specielle Erwerbung, die mit

der Entstehung der Monorhinie in Zusammenhang gebracht werden muß. Die Erfahrungen über die Entwickelung des Nasenrachenganges (Hypophysis) bei Bdellostoma haben nun auch unzweideutig gezeigt, daß das angebliche Palaeostoma gegenüber der eigentlichen Mundöffnung eine sekundäre Bildung darstellt, so daß damit die BEARD-KUPFFER'sche Annahme fallen muß (vergl. FÜRBRINGER 1900).

Wenn nun auf der einen Seite der Mund der Vertebraten für eine Neubildung angesehen wurde, die dem Munde der Evertebraten nicht homolog ist, so treffen wir auf der anderen Seite die Vorstellung, daß auch innerhalb der Chordaten der Mund keine homologe Bildung sei. So hält KUPFFER (1893) den Mund der Ascidien für sein Palaeostoma, eine Ansicht, die mit dem Fall der Palaeostomahypothese, den die Aufdeckung der Bdellostomaentwickelung zur Folge hatte, von selbst ihre Erledigung findet. VAN WIJHE (1893, 1901) hält zwar Tunicaten- und Vertebratenmund für homolog, glaubt aber, daß bei Amphioxus die erste Kiemenspalte der linken Seite als Mundöffnung benutzt wird, zum Larvenmund würde (Tremostoma), während der eigentliche Mund, das Autostoma, in der Präoralgrube zu suchen ist. Dieser Auffassung gegenüber ist zu bedenken, daß beim Amphioxus die Anlage des Larvenmundes als ektodermale, die einer Kiemenspalte als entodermale Verdickung auftritt, daß ferner die Lage der Mündöffnung sich wesentlich anders verhält als die der Kiemenspalten der linken Seite, zu denen sie doch gehören soll. Auch die von VAN WIJHE festgestellte Thatsache, daß die Mundhöhle und das Velum allein von linksseitigen Nerven versorgt werden, scheint mir nicht unbedingt zu beweisen, daß auch phylogenetisch der Mund des Amphioxus von je her eine Bildung der linken Seite war, da eine allmähliche Vergrößerung einer ursprünglich medianen Mundöffnung nach links und gleichzeitige Verkleinernng von rechts her das gleiche Innervationsverhalten zur Folge haben würde.

Ein Ueberblick über die Mundhypothesen zeigt also, daß bisher kein zwingender Grund vorliegt, an der Wurzel des Chordatenstammes oder innerhalb desselben das Auftreten eines Neostomas anzunehmen. Auf der anderen Seite weist doch manches darauf hin, daß der Mund erhebliche Veränderungen, vielleicht auch Verlagerungen erfahren hat. Hierher würde der Befund eines präoralen Entodermabschnittes gerechnet werden müssen, wenn die KUPFFER'sche, kürzlich von v. DAVIDOFF von neuem gestützte Auffassung desselben zu Recht besteht, was auch ohne Anerkennung der Hypothese des Palaeostoma möglich ist.

Endlich sei hier noch die von F. M. BALFOUR geäußerte Ansicht erwähnt, daß der Wirbeltiermund ursprünglich ein Saugmund war.

Litteratur über die Entwickelung des Mundes.

Amphioxus.

Bateson, W. *The later stages in the development of Balanoglossus Kowalewskii. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXV.* ***1885.***
Mac Bride, E. W. *The early development of Amphioxus. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XL.* ***1898.***
— *Further remarks on the development of Amphioxus. Ibidem Vol. XLIII.* ***1900.***
Hatschek, B. *A. L. III. 1. 1881.*
— *Mitteilungen über Amphioxus. Zool. Anz. Jahrg. VII.* ***1884.***
Klaatsch, H. *Ueber den Bau und die Entwickelung des Tentakelapparates des Amphioxus. Verh. Anat. Ges. auf der XI. Vers. Kiel* ***1898.*** *Anat. Anz., Bd. 14, Jrg.-Hft.*
Kowalewsky, A. *A. L. III. 1.*

Lankester, E. Ray. *Contributions to the knowledge of Amphioxus lanceolatus. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXX. 1890.*
— *Note on the development of the atrial chamber in Amphioxus. Ibidem Vol. XL. 1898.*
— *and* **Willey, Arthur.** *The development of the atrial chamber of Amphioxus. Ibidem Vol. XXXI. 1890.*
Legros, R. *Développement de la cavité buccale de l'Amphioxus lanceolatus. Contribution à l'étude de la morphologie de la tête. Arch. d'anat. micr. T. I und II.* **1897** *und* **1898.**
Rolph, W. *Untersuchungen über den Bau des Amphioxus lanceolatus. Morphol. Jahrb. Bd. II.* **1876.**
Spengel, J. W. *Beitrag zur Kenntnis der Kiemen des Amphioxus. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. IV. Jena* **1890.**
van Wijhe, J. W. *Ueber Amphioxus. Anat. Anz. Jahrg. VIII.* **1893.**
— *Beiträge zur Anatomie der Kopfregion des Amphioxus lanceolatus. Petrus Camper. Bd. I.* **1901.**
Willey, Arthur. *The later larval development of Amphioxus. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXXII. London* **1891.**

Cyclostomen.

Bujor, P. *Contribution à l'étude de la métamorphose de l'Ammocoetes branchialis en Petromyzon Planeri. Rév. biolog. du Nord de la France. T. III.* **1891.**
Dean, Bashford. *1897 u. 1899. A. L. III. 2.*
Dohrn, A. *Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. III. Die Entstehung der Hypophysis bei Petromyzon Planeri. Mitteil. a. d. Zoolog. Station zu Neapel. Bd. IV.* **1883.**
— *XII. Thyreoidea und Hypobranchialrinne, Spritzlochsack und Pseudobranchialrinne bei Fischen, Ammocoetes und Tunicaten. Ibidem Bd. VII.* **1886.**
Goette, A. *A. L. III. 2.*
v. Kupffer, C. *Ueber die Entwickelung von Petromyzon Planeri. Sitz.-Ber. math.-phys. Kl. Akad. Wiss. München* **1888.**
— *Die Entwickelung von Petromyzon Planeri. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXV.* **1890.**
— *Studien zur vergleichenden Entwickelungsgeschichte des Kopfes der Cranioten. 2. Heft. Die Entwickelung des Kopfes von Petromyzon Planeri. München* **1894.**
— *Zur Kopfentwickelung von Bdellostoma. Sitz.-Ber. Ges. Morph. Physiol. München. Bd. XV.* **1899.** *Heft 1. u. 2.*
— *Studien zur vergleichenden Entwickelungsgeschichte des Kopfes der Cranioten. 4. Heft. Zur Kopfentwickelung von Bdellostoma. München* **1900.**
Lubosch, W. *Die erste Anlage des Geruchsorgans bei Ammocoetes und ihre Beziehung zum Neuroporus. Morphol. Jahrb. Bd. XXIX.* **1901.**
Price, G. C. *1896. A. L. III. 2.*
Scott, W. B. *1882 u. 1887. A. L. III. 2.*
Shipley, A. E. *1887. A. L. III. 2.*

Gnathostome Fische.

Agassiz, A. *The development of Lepidosteus. Part I. Proc. Amer. Acad. Arts and Sciences. Vol. XIV.* **1879.**
Balfour, F. M. *1878. Selachier. A. L. III.*
— *u.* **Parker, W. N.** *Lepidosteus. A. L. III.*
Dean, Bashford. *A. L. III. 5.* **1896.**
Dohrn, A. *Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. I. Der Mund der Knochenfische. II. Die Entstehung und Bedeutung der Hypophysis bei den Teleosteern. Mitteil. a. d. Zoolog. Stat. zu Neapel. Heft 1 u. 2.* **1881.**
Haller, B. *Untersuchungen über die Hypophyse und die Infundibularorgane. Morphol. Jahrb. Bd. XXV.* **1896.**
Hoffmann, C. K. *1896. Selachier. A. L. III. 3.*
Kerr, Graham J. *1900. Lepidosiren. A. L. III. 6.*
Knock. *Beschreibungen der Reise zur Wolga behufs der Sterletbefruchtung. Bull. Soc. nat. Moscou* **1871.**
Kowalewsky, Owsjannikow, Wagner, N. *Mélanges biologique tirés du Bull. de l'Acad. des sc. de St. Pétersbourg. T. VIII. Livr. 2.* **1870.**
v. Kupffer, C. *Studien zur vergleichenden Entwickelungsgeschichte des Kopfes der Cranioten. 1. Heft. Die Entwickelung des Kopfes von Acipenser sturio, an Medianschnitten untersucht. München* **1893.**
— *Entwickelungsgeschichte des Kopfes ..... Ergebnisse Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. II.* **1893.**
— *Mitteilungen zur Entwickelungsgeschichte des Kopfes bei Acipenser sturio. Sitz.-Ber. Ges. Morph. Physiol. München* **1890.**

Mc Jntosh, W. C. and Prince, E. E. *Teleosteer. A. L. III. 4.*
Oellacher, J. *1878. Teleosteer. A. L. III. 4.*
Parker, W. K. *On the structure and development of the skull in sturgeons (Acipenser ruthenus and A. sturio). Philos. Trans. R. Soc. London. Vol. CLXXIII.* ***1882.***
Platt, J. B. *Further contribution to the morphology of the Vertebrate head. Anat. Anz. Bd. VIII. 1891.*
Salensky, W. *Acipenser. A. L. III. 5.*
Sedgwick, A. *Notes on Elasmobranch development. Quart. Journ. Micr. Sc. T. XXXIII.* ***1892.***
Semon, R. *Ceratodus. A. L. III. 6.*

Amphibien.

Brauer, A. *Gymnophionen. A. L. III. 7.*
Clarke, F. S. *Amblystoma. A. L. III. 7.*
Goette, A. *Unke. A. L. III. 7.*
Hinsberg, V. *Die Entwickelung der Nasenhöhle bei Amphibien. Arch. f. mikr. Anat Bd. LVIII.* ***1901.***
Kallius, E. *Beiträge zur Entwickelung der Zunge. 1. Teil. Amphibien u. Reptilien. Anat. Hefte.* ***1901.***
Reichert, B. *Vergleichende Entwickelungsgeschichte des Kopfes der nackten Amphibien. Königsberg* ***1838.***
Orr, H. *A. L. III. 7.*
Sarasin, P. u. F. *Gymnophionen. A. L. III. 7.*
Wiedersheim, R. *A. L. III. 7.*

Sauropsiden.

Born, G. *Die Nasenhöhle und der Thränennasengang der amnioten Wirbeltiere. I. II. Morph. Jahrb. Bd. V.* ***1879;*** *III. Ibidem Bd. VIII.* ***1883.***
Braun, M. *Melopsittacus. A. L. III. 9.*
Davidoff, M. v. *Ueber präoralen Darm und die Entwickelung der Prämandibularhöhlen bei den Reptilien. Festschr. f. C. v. Kupffer. München* ***1899.***
Dendy, A. *Sphenodon. A. L. III. 8.*
His, W. *1868. Hühnchen. A. L. III. 9.*
Rathke, H. *Natter, Schildkröte, Krokodile. 1839, 1848, 1866. A. L. III. 8.*
Seessel, A. *Zur Entwickelungsgeschichte des Vorderdarms. Arch. f. Anat.* ***1877.***
Völtzkow, A. *1899. Crocodilus madagascariensis. A. L. III. 8.*

Säugetiere.

Cartus, F. *Ueber die Entwickelung der Chorda und der primitiven Rachenhaut bei Meerschweinchen und Kaninchen. Inaug.-Diss. Marburg* ***1888.***
Dursy, E. *Zur Entwickelungsgeschichte des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbeltiere. Tübingen* ***1869.***
Heape, W. ***1887.*** *Talpa europea. A. L. III. 10.*
His, W. ***1880. 1882. 1885.*** *Menschliche Embryonen. A. L. III. 10.*
— *Die Entwickelung der menschlichen und tierischen Physiognomien. Arch. f. Anat. u. Entwickelungsgesch.* ***1892.***
Hochstetter, F. *Ueber die Bildung der inneren Nasengänge oder primitiven Choanen. Verhandlungen der Anat. Gesellsch. München* ***1891;*** *Anat. Anz. Bd. VI.* ***1891.*** *Ergänzungsheft.*
Keibel, F. *Zur Entwickelungsgeschichte der Chorda bei Säugern (Meerschweinchen und Kaninchen). Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. Jahrg.* ***1889.***
— *Zur Entwickelungsgeschichte und vergleichenden Anatomie der Nase und des oberen Mundrandes (Oberlippe) bei Vertebraten. Anat. Anz. Bd. VIII.* ***1893.***
— *Schwein.* ***1896.*** *A. L. III. 10.*
Nusbaum, J. *Einige neue Thatsachen zur Entwickelungsgeschichte der Hypophysis cerebri bei Säugetieren. Anat. Anz. Bd. XII.* ***1896.***
Selenka, E. *Opossum.* ***1887.*** *A. L. III. 10.*
Stieda, A. *Ueber das Tuberculum labii superioris und die Zotten der Lippenschleimhaut des Neugeborenen. Anat. Hefte. Bd. XIII.* ***1899.***

Palaeostoma und Neostoma.

Balfour, F. M. *1885. A. L. III. 3.*
Beard, J. *The old mouth and the new. A study in Vertebrate morphology. Anat. Anz. Bd. III.* ***1888.***
Dohrn, A. *Der Ursprung der Wirbeltiere und das Prinzip des Funktionswechsels. Leipzig* ***1875.***

Fürbringer, M. *Zur systematischen Stellung der Myxinoiden und zur Frage des alten und neuen Mundes. Morphol. Jahrb. Bd. XXVIII. Leipzig* **1900.**
Haller, B. *1896. Hypophysis s. Litt. Gnathost. Fische p. 34.*
Kölliker, A. *Entwickelungsgeschichte des Menschen. II. Aufl.* **1879.**
v. Kupffer, C. *1890 u. 1893 s. Litt. Gnathost. Fische p. 34.*
— *Die Deutung des Hirnanhanges. Sitz.-Ber. Ges. Morph. Physiol. München. Jahrg.* **1894.**
Leydig, F. *Vom Bau des tierischen Körpers. Handbuch der vergl. Anatomie. Bd. 1. 1. Hlft. Tübingen* **1864.**
Owen, R. *On the homology of the Conario-hypophysial Tract or the socalled Pineal and Pituitary Glands. Proceedings of the Linnean Society. Vol. XVI.*
Semper, C. *Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Tiere. III. Arbeiten aus dem Zool.-zootom. Institut in Würzburg. Bd. III. Hamburg* **1876—77.**
van Wijhe, J. W. *Amphioxus. 1893, 1901 s. Litt. Amphioxus p. 34.*

2. Die Entwickelung der Organe der Mundhöhle.

a) Zunge.

Unter den Organen der Mundhöhle betrachten wir an erster Stelle die Zunge. Schon die Cyclostomen besitzen eine Zunge, die sich durch große Komplikation des Baues auszeichnet, sie ist mit eigenen Knorpeln und Muskeln ausgestattet und wird der Träger eines namentlich bei den Myxinoiden mächtig entfalteten Apparates von Hornzähnen. Dabei bestehen aber die größten Verschiedenheiten zwischen den Zungen der Petromyzonten und der Myxinoiden in engstem Zusammenhang mit der Verschiedenheit ihrer für die Lebensweise beider Ordnungen so wichtigen Funktion. Unsere Kenntnis der Entwickelung der Cyclostomenzunge ist noch durchaus ungenügend.

Von der Zunge der Petromyzonten wissen wir, daß sie erst bei der Metamorphose des Ammocoetes zur Ausbildung gelangt, gleichzeitig also mit dem durchgreifenden Wechsel der Lebensweise und der damit in Zusammenhang stehenden Umgestaltung des Baues. In den Dienst des „Saugmaules" stellt sich als mächtiger Saugapparat die neu auftretende Zunge. Die Knorpel der Zunge entstehten nach P. Bujor in dem Bindegewebe eines großen, an der Ventralwand der Mundhöhle der Larve gelegenen Tentakels. Die Zungenmuskeln werden nach demselben Autor in der Nachbarschaft des zu Grunde gehenden Velums und der Glandula thyreoidea zuerst sichtbar. Sie haben mit den Zungenmuskeln der höheren Gnathostomen nichts zu thun, wenn es sich bestätigt, daß sie ausschließlich vom Vagusgebiet versorgt werden (vgl. H. V. Neal).

Viel früher entsteht die Zunge der Myxinoiden (Bdellostoma Stouti), die bei dem Fehlen eines Wechsels der Lebensweise, wie ihn bei den Petromyzonten das Bestehen eines Larvenlebens mit sich bringt, nach Abschluß der embryonalen Entwickelung sogleich in die ihr dauernd bleibende Funktion als Bohrapparat eintritt. v. Kupffer beschreibt und zeichnet ihre Anlage als mächtige, gegen die Mundhöhle vorspringende Anhäufung mesodermalen Gewebes in einem Stadium, in welchem die sekundäre Rachenhaut noch besteht (s. Fig. 17 *L.*) (Abbildungen der Zunge von Bdellostoma-Embryonen finden sich bei Bashford Dean).

Die Cyclostomenzunge steht als Bildung eigener Art der viel einfacher gebauten Zunge der gnathostomen Fische gegenüber. Diese ist im wesentlichen ein Vorsprung der vorderen Teile des Hyobranchialapparates, welcher die Schleimhaut der Mundhöhle unter Verdickung des submucösen Gewebes überzieht. Ihr fehlen Muskeln und

Drüsen. Ihre Entwickelung ist daher auf das innigste mit der Entwickelung des Skeletts verknüpft und wir müssen hier auf das diesbezügliche Kapitel verweisen.

Höhere Ausgestaltung erfährt die Zunge bei den zu terrestrischer Lebensweise übergehenden Wirbeltieren. Sie dient jetzt nicht nur zur Fortbewegung der Ingesta wie bei den gnathostomen Fischen, sondern vielfach zum Fang der Beute, zur Aufnahme von Flüssigkeit in die Mundhöhle, oft zur Zerkleinerung der Nahrungsbestandteile, in einer großen Reihe von Fällen zur Herstellung eines direkt gegen den Kehlkopf leitenden Ductus nasopharyngeus, beim Menschen endlich als wichtiger Apparat bei der Sprache. Dementsprechend wird sie der Sitz einer sich immer mehr komplizierenden Muskulatur, zahlreicher Drüsen, eines höher ausgestalteten Sinnesapparates und gewinnt an relativer Größe. Im Zusammenhang mit all dem kompliziert sich ihre Entwickelung in hohem Grade.

Wir schildern an erster Stelle die Entwickelung der äußeren Gestalt der Zunge.

Bei den urodelen Amphibien besteht, soweit sie sich nicht dem Landleben anpassen, eine der Fischzunge entsprechende Zungenbildung; aber auch die Zunge junger Larven von Salamandrinen stimmt in allen wesentlichen Punkten mit der Fischzunge überein. Sie entsteht dadurch, daß der von der Schleimhaut überkleidete vordere Teil des Visceralskeletts sich durch eine Einsenkung des Epithels vom Unterkiefer absetzt und später das Bindegewebe zwischen Epithel und und Skelett eine erhebliche Verdickung erfährt (GEGENBAUR 1894, Fig. 23 *L*).

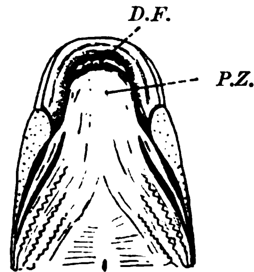


Fig. 38. Salamandra maculosa. Aeltere Larve. Boden der Mundhöhle. *D.F.* Drüsenfeld. *P.Z.* primitive Zunge.

In dem Gebiet zwischen der Wurzel der primitiven Zunge und dem Unterkiefer sondert sich, wie KALLIUS, dem wir weiterhin folgen, zeigt, bei älteren Larven (Salamanderlarve von 45 mm an) ein Schleimhautfeld von seiner Umgebung, das hufeisenförmig gestaltet die primitive Zunge vorn und seitlich umfaßt (Fig. 38 *D.F.*). Hier verdickt sich erst das Epithel, dann kommt es zur Ausbildung zahlreicher Drüsenschläuche (Fig. 39 *D.F.*), die, wie ihr Epithel zeigt, ein ganz spezifisches Sekret liefern. Das Drüsenfeld wird von der Spitze der primitiven Zunge überragt und ist gegen den Kieferrand durch eine Furche abgegrenzt. Das gesamte Gebiet der Zungenanlage ist ebenso wie bei den Anuren entodermaler Herkunft (vgl. A. GÖTTE und E. KALLIUS, s. Fig. 22 u. 23, p. 19). Von Wichtigkeit ist, daß die Thyreoidea-anlage gerade zwischen der primitiven Zunge und dem späteren Drüsenfeld ihre Lage hat.

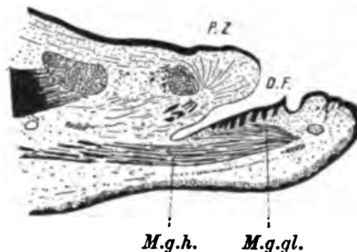


Fig. 39. Triton alpestris. Larve in Metamorphose. Medianer Sagittalschnitt durch den Mundboden. *M.g.gl.* Musculus genioglossus. *M.g.h.* Musculus genio-hyoideus. Nach E. KALLIUS.

Während der Metamorphose

gleicht sich die Niveaudifferenz zwischen Drüsenfeld und primitiver Zunge allmählich aus (Fig. 40), indem ersteres (*D.F.*) in die Höhe wächst und die einander zugewandten Grenzflächen des Drüsenfeldes und der primitiven Zunge (*P.Z.*) miteinander unter Zugrundegehen des Epithels verkleben. Die Verwachsungsfläche bleibt späterhin noch lange kenntlich (*x*). So wird das Drüsenfeld in den Bereich der Zunge aufgenommen. Die definitive Zunge setzt sich also aus zwei Teilen verschiedener Herkunft zusammen. Die primitive Zunge hat dabei den geringsten Anteil an dem Organ, indem sie nur den hinteren medianen Teil desselben bildet. Das ganze Zungengebiet grenzt sich dann unter Auswachsen seiner Ränder scharf gegen den übrigen Mundboden ab und stellt eine pilzartige Erhebung vor.

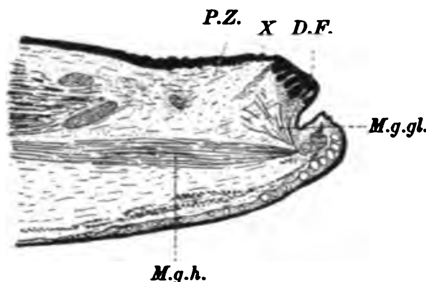


Fig. 40. Salamandra maculosa. 50 mm lange Larve. Medianer Sagittalschnitt durch den Mundboden. Nach E. Kallius. Bezeichn. s. Erkl. zu vorhergehenden Fig.

Von Perennibranchiaten untersuchte Kallius nur den den Salamandrinen eng anzuschließenden Siredon. Hier bleibt zeitlebens die primitive muskel- und drüsenfreie Zunge erhalten, doch findet sich eine Andeutung des Drüsenfeldes der Salamandrinen in einem mit Krypten besetzten Schleimhautgebiet zwischen Zunge und Kieferrand, gegen welches der sogenannte M. genio-glossus ausstrahlt. Es ist unzweifelhaft, daß hier, wie auch sonst in der Organisation des Axolotl, ein Stillstand der Entwickelung auf larvalem Zustand eingetreten ist.

In den Hauptpunkten läuft die Zungenentwickelung bei den Anuren in gleichen Bahnen wie bei den Salamandrinen (E. Kallius). Wir unterscheiden auch hier einen ursprünglich muskel- und drüsenfreien Teil, die primitive Zunge, dem die medianen und vorderen Teile des Hyobranchialskeletts zu Grunde liegen und ein vorderes sich diesem erst gegen Ende der Metamorphose anschließendes Gebiet (präcopularer Teil der Zunge). Starkes Wachstum der Ränder der Zunge, namentlich nach hinten, hebt das Organ auf das schärfste von der Umgebung ab.

Zum Unterschied von dem Verhalten bei den Salamandrinen wird das Stadium, in welchem die primitive Zunge allein besteht, viel rascher überwunden. Von dem sie darstellenden Wulst bleibt nur der vordere Teil erhalten und geht unter scharfer hinterer Abgrenzung, in die definitive Zunge über. Das präcopulare Feld (homolog dem Drüsenfeld der Salamandrinen) wird indem es emporwächst und die Furche zwischen ihm und dem Drüsenfeld dabei vorstreicht, in die Zunge aufgenommen. Dann erst entstehen die es bei den Salamandrinen von vornherein charakterisierenden Drüsen. Die Oberfläche des primitiven Zungenteiles bildet bei Alytes und Pelobates den hintersten Teil des Zungenrückens, während sie bei den übrigen Anuren (abgesehen von den Aglossa) in Zusammenhang mit dem starken Aus-

wachsen der Zunge nach hinten, zur Herstellung der Unterfläche Verwendung findet.

Bei den meisten Anuren bildet sich vorübergehend (bei älteren Larven) ein die Zunge tragender Wulst, der jederseits ventral vom Zungenrand in die Mundhöhle vorspringt. In ihn können Teile der Zungenmuskulatur einstrahlen (Genio-glossus). Nur bei Pelobates, soweit bekannt, bleibt diese sublingualer Wulst zeitlebens bestehen.

Die Entwickelung der äußeren Form der Zunge der Amnioten zeigt in wichtigen Punkten Uebereinstimmung mit der der Amphibien, in anderen Unterschiede, die sich als Fortschritt darstellen. Allgemein entsteht sie wie jene aus zwei Abschnitten, einem vorderen und einem hinteren, die durch die Anlage der Schilddrüse vorübergehend gegeneinander abgegrenzt sind. Der hintere Teil (copularer Teil) entspricht der primitiven Zunge der Amphibien; an seinem Aufbau beteiligt sich das ventrale Ende des zweiten und ein Teil des dritten Visceralbogens samt dem copularen Gebiet zwischen beiden, der vordere (präcopulare) Abschnitt geht von einem als Tuberculum impar von W. His bezeichneten medianen Feld zwischen Kiefer- und Zungenbeinbogen aus, das sich unter Uebergreifen auf die Innenfläche des Kieferbogens stark vergrößert.

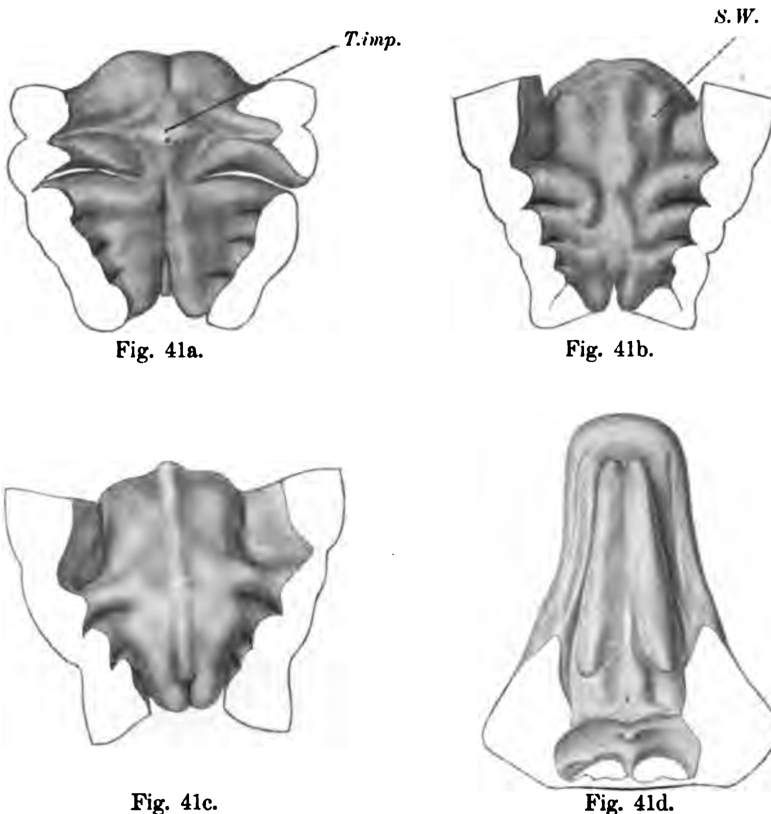


Fig. 41a. Fig. 41b.

Fig. 41c. Fig. 41d.

Fig. 41 *a—d*. Lacerta muralis. Verschiedene Stadien der Zungenentwickelung. Nach E. Kallius. *T.imp.* Tuberculum impar. *S.W.* Seitlicher Zungenwulst.

Als Beispiel für die Zungenentwickelung bei den Reptilien diene die Darstellung, die E. Kallius für Lacerta muralis entwirft. Bei Embryonen von etwa 5 mm liegt median von der Thyreoideaanlage in dem Gebiet zwischen erstem und zweitem Visceralbogen eine niedrige Erhebung an Stelle eines bei etwas jüngeren Embryonen flachen dreiseitigen Feldes, die als Tuberculum impar zu bezeichnen ist (Fig. 41 *a* *T. imp.*). Hinter der Schilddrüseneinsenkung findet sich ein medianer Wulst zwischen den ventralen Enden der Visceralbogen, der als Copula bezeichnet werden kann. In seinem Bereich entsteht die Copula des Visceralskeletts. Das Tuberculum impar verliert bald seine Abgrenzung gegen die Copula und vergrößert sich stark nach vorn. Es nimmt dann auch das Gebiet zwischen den beiden Unterkieferbogen ein (Fig. 41 *b*), und wird durch Wulstbildungen erheblich nach rechts und links verbreitert, die als seitliche Zungenwülste bezeichnet wurden (*S.W.*). Sie erheben sich auf der Innenfläche des Kieferbogens (5,2 mm langer Embryo), der mediane Teil der Anlage bildet die primitive Zungenspitze (Fig. 41 *c*). Die Ausdehnung der Zungenanlage nach vorn läßt es nicht als ausgeschlossen erscheinen, daß sie in das Gebiet der ektodermalen Mundbucht übergreift.

Bisher ist das Gebiet des Mundbodens, das den hinteren Teil der Zunge liefern soll, seitlich und aboral nicht abgrenzbar, man erkennt aber, daß die ventralen Teile des 2. und 3. Visceralbogens und das zwischen ihnen lagernde copulare Gebiet ihr zugehören (Fig. 41c). Bald grenzt aber eine Einfaltung die bezeichneten Teile scharf ab (6 mm langer Embryo) und weist sie dem Zungenbereich zu. Das Wachstum der Zungenränder läßt allmählich allseitig die Zunge sich stark vom Mundboden abheben. Durch Auswachsen des den seitlichen Zungenwülsten zugehörigen Gebietes nach vorn entstehen die beiden definitiven Spitzen der Zunge (Fig. 41d). Die primitive Spitze bleibt im Frenulum linguae erhalten. Nach hinten wachsen die beiden Zipfel aus, die den mittlerweile bis an den hinteren Zungenrand herangerückten Kehlkopfeingang seitlich umfassen.

In späten Stadien der embryonalen Entwickelung grenzt sich am Mundhöhlenboden unter der Zungenspitze durch fast horizontal einschneidende Furchen ein kleines dreiseitiges Feld ab, dessen Ränder sich auf die Seitenflächen der Zunge als Falten fortsetzen (Sublingualfalten). Sie sind den sublingualen Wulstbildungen bei Anuren vergleichbar und stimmen mit ihnen auch darin überein, daß Muskeln (Züge des Genio-glossus, hinten auch des Hyo-glossus) in sie eintreten.

Wie weit die Zungenentwickelung bei Schlangen, Krokodilen (über das Verhalten der jugendlichen Zunge von Crocodilus madagascariensis finden sich bei A. Voeltzkow einige Bemerkungen) und Schildkröten mit der Entwickelung bei Lacerta übereinstimmt, bleibt noch zu untersuchen.

Bei den Vögeln verläuft die Entwickelung, wie Kallius (1901) in vorläufiger Mitteilung kurz angiebt, im wesentlichen ebenso wie bei Lacerta. Aus der Schilderung, die P. Mall für das Hühnchen giebt, geht bereits hervor, daß als Anlage des vorderen Teiles der Zunge ein Tuberculum impar vor dem Ort der Schilddrüsenanlage zwischen Unterkiefer- und Zungenbeinbogen auftritt (Mitte des 4. Bebrütungstages), daß ferner die hinteren Teile der Zunge aus dem Gebiete des 2. und zu einem unbedeutenden Teil des 3. Bogenpaares sich bilden.

Auch bei den Säugetieren[1]) finden wir als erste Anlage des „Körpers" der Zunge das Tuberculum impar als eine Erhebung in dem Gebiet zwischen Kiefer- und Zungenbogen (menschlicher Embryo von 2,15 mm Nackenlänge, W. His 1885). G. Born bezeichnet die Anlage (1883) als Schaltstück (Fig. 42 *T.imp.*). Ebenso wie bei den Reptilien dehnt sich später das Gebiet des Tuberculum nach vorn auf die orale Fläche des Mandibularbogens aus und nimmt erheblich an Umfang zu, und zwar in der Art, daß, wie Born zuerst zeigte [Schweinsembryo von 13 mm Nackenlinie[2])] 2 lateral gelagerte Wülste einen schmalen medianen Kamm zwischen sich fassen. Die seitlichen Teile der Körperanlage stellen die seitlichen Zungenwülste Kallius' (1901) vor. Weiterhin erhebt sich der mediane Kamm und wächst zum Niveau der seitlichen Zungenwülste empor[3]).

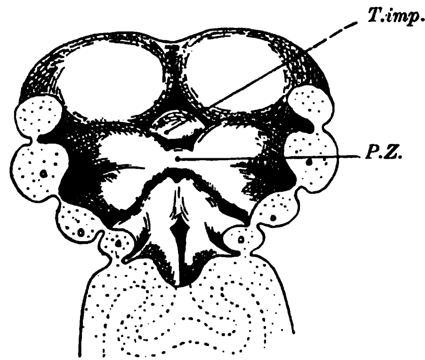


Fig. 42. Menschlicher Embryo. Mundboden. *T.imp.* Tuberculum impar. *P.Z.* copularer Teil der Zungenanlage. Nach W. His.

Aboral von der Anlage der Thyreoidea schließt sich an die Körperanlage als Zungenwurzel der mediale Teil des 2. Schlundbogenpaares, wohl auch ein unbedeutender Teil des 3. Bogens samt dem beiden zugehörigen copularen Gebiete an (Fig. 42 *P.Z.*); die Grenze zwischen beiden Abschnitten ist noch bei der Zungen des erwachsenen Menschen als V-förmige Linie, deren hinterster Punkt durch das Foramen coecum, die Ausgangsstelle der Thyreoidea, markiert wird, erkennbar (Sulcus terminalis, Fig. 43).

Ueber die Entwickelung der Unterzunge fehlen bisher Untersuchungen. Erwähnt sei hier, daß C. Gegenbaur ihr Homologon beim menschlichen Neugeborenen im ganzen im Vergleich zum Volum der Zunge besser ausgeprägt fand als beim Erwachsenen, ein Befund, der mit der offenbaren Rückbildung der Unterzunge, wie sie bei Primaten und beim Menschen eingetreten ist, in Zusammenhang steht. Beim Embryo vom Hund beschrieben Nusbaum und Markowski ein vergängliches Rudiment einer Unterzunge, so daß sich letztere als ein verbreiteterer Besitz zu zeigen scheint, als man bisher annehmen konnte.


Fig. 43. Menschlicher Foetus aus dem 6. Monat. Zunge. Nach W. His.

Wir betrachten weiterhin die Entwickelung der Muskulatur der Zunge. Die Muskelgruppe, der sie entstammt, ist die hypo-

1) Ueber die Zungenentwickelung der Säugetiere siehe die Arbeiten von E. Dursy, G. Born, W. His, E. Kallius.

2) Nackenlinie = Entfernung vom Nackenhöcker bis dem am meisten vorspringenden Teile der Steißkrümmung.

3) Die deutliche Ausprägung der seitlichen Zungenwülste scheint bei den Säugetieren die Regel zu sein, so erklärt es sich, daß schon E. Dursy (1869) von einer

branchiale Muskulatur, die vom Plexus cervicalis, aus dessen vordersten Teilen der Nervus hypoglossus sich sondert, innerviert wird (vgl. M. FÜRBRINGER, Festschrift für GEGENBAUR). Das Einwachsen der Muskeln läßt den Hypoglossus gleichzeitig in die Zunge vordringen.

Es gehört nicht in dieses Kapitel, die Entwickelung der hypobranchialen Muskulatur selbst zu verfolgen. Es sei nur darauf hingewiesen, daß sie den vorderen postotischen Myotomen entstammt, welche Muskelknospen ventralwärts wachsen lassen. Diese biegen weiterhin im Bogen oralwärts um und legen sich zu einem Strang aneinander, der an der Ventralseite des Kiemenkorbes entlang bis zum Unterkiefer hinzieht. Nur bei Vögeln und Säugetieren ist dieser Modus der Entwickelung noch nicht erwiesen. An dem Aufbau der hypobranchialen Muskulatur nimmt das 2.—5. (Reptilien-Teleostier) oder 4.—8. (Selachier) Myotom teil. Die entsprechende Muskelgruppe der Petromyzonten, die aber hier keinen Anteil am Aufbau der Zungenmuskulatur zu nehmen scheint (s. o.), stammt vom 7.—11. postotischen Myotom. (Vgl. J. F. VAN BEMMELEN, H. V. NEAL, S. MOLLIER, H. K. CORNING, F. MAURER, R. G. HARRISON.)

Die einfachsten Verhältnisse im Aufbau und damit auch in der Entwickelung der Zungenmuskeln liegen bei den Salamandrinen vor, bei denen zum erstenmal in der Tierreihe, von den Cyclostomen abgesehen, eigentliche Zungenmuskeln auftreten. Es bestehen 2 Muskeln, der Genio- und Sterno(Hyo-)glossus, die nach ihrer Funktion auch als Pro- und Retractor linguae unterschieden werden können und weiterhin bei allen höheren Formen anftreten. Sie bilden die primäre Zungenmuskulatur. Eine innere Zungenmuskulatur fehlt noch völlig [1].

Die Entwickelung des Genio-glossus beginnt erst bei älteren Larven und hängt auf das innigste mit der Entstehung des den vordersten Teil der definitiven Zunge bildenden Drüsenfeldes zusammen (s. o.). Er tritt in unmittelbarem Anschluß an den Geniohyoideus auf, weshalb er als eine Abzweigung des letzteren zu deuten ist. Seine Fasern wachsen den sich einsenkenden Drüsenschläuchen entgegen und kommen mit ihren Enden zwischen dieselben zu liegen. So haben sie Einfluß auf die Entleerung des Drüsensekretes. Der Genio-glossus ist zunächst also ein Drüsenmuskel und seine Entstehung wird durch diese Funktion erklärt (Fig. 39 *M.g—gl.*). Mit der Aufnahme des Drüsenfeldes in die definitive Zunge wird der Genioglossus erst Zungenmuskel und wird in seiner nunmehr doppelten Eigenschaft als Drüsenentleerer und Protractor linguae von wesentlicher Bedeutung für die Verwendung der Zunge als Fangapparat. Er bleibt aber dauernd außerhalb des Bereichs des primitiven Zungenteiles.

Der zweite Zungenmuskel, der Sterno-glossus (Hyo-glossus, Retractor linguae), entwickelt sich erst am Ende der Metamorphose. Es sind Fasern des Sterno-hyoideus, die bei der Umgestaltung des Hyobranchialskeletts frei werden und nun in die Zunge einwachsen. Sie befestigen sich hier an einer Platte verdichteten Bindegewebes von

---

„paarigen" Anlage des Zungenkörpers spricht. Auch der Mensch gehört nach den vorläufigen Bemerkungen KALLIUS' (1901) hierher, obwohl die von W. HIS dargestellten Stadien der Zungenentwickelung bei menschlichen Embryonen die gesamte Zungenkörperanlage ungegliedert darstellen.

1) Ueber die Zungenmuskulatur vgl. die Werke von Prinz LUDWIG FERDINAND und A. OPPEL (1900).

später sehniger Beschaffenheit, die von vornher auch Züge des Genioglossus aufnimmt. Dieses Sehnenblatt entsteht wahrscheinlich an der Stelle, an welcher die primitive Zunge mit dem Drüsenfeld verschmilzt (Fig. 40 *x*). Einzelne Züge des Sterno-glossus gelangen zu den seitlichen und hinteren Teilen der Zunge und verflechten sich mit Genioglossuszügen zwischen den Drüsen. (Die obige Darstellung giebt die Resultate der Untersuchung E. KALLIUS' wieder.)

In den Hauptpunkten stimmt die Entwickelung der Zungenmuskeln der Anuren[1]) mit der der Salamandrinen überein (E. KALLIUS). Vom oralen Teil der hypobranchialen Muskulatur, hier als mächtiger Genio-hyoideus ausgebildet, entwickelt sich auch, von hinten in die Zunge einwachsend, der Hyo-glossus, der in den Wulst des primitiven Zungenabschnitts eindringt. Gegen das präcopulare Feld wächst aus gleicher Quelle die Anlage des Genio-glossus hervor und scheint das ihm zugehörige Schleimhautgebiet emporzudrängen und dadurch dessen Anschluß an die primitive Zunge zu bewirken. Nach Herstellung der definitiven Zunge findet dann eine ungemein ausgiebige Durchkreuzung der Fasern beider Zungenmuskeln statt, die ein longitudinales, transversales und vertikales Fasersystem im Innern der Zunge zustande kommen läßt, von dem oberflächliche Züge zwischen die Drüsenschläuche einstrahlen. Die Zunge, aus deren Bereich sich die Skeletteile ganz zurückgezogen haben, wird dadurch zu einem ungemein beweglichen Organ. Die Vergleichung mit der Entwickelung der Salamandrinenzunge läßt die größere Bedeutung und höhere Ausbildung der Zungenmuskulatur bei den Anuren auf das deutlichste dadurch erkennen, daß sie in viel früheren Stadien zur Anlage kommt. Schon bei ganz jungen Larven, bei denen die Hinterbeine noch kurze Stummel sind, besteht die Anlage des Hyo-glossus, während er bei den Salamandrinen erst bei der Metamorphose auftritt. Die Anlage des Genio-glossus endlich eilt derjenigen der Drüsen des präcopularen Zungenteiles erheblich voraus, mit der sie bei den Salamandrinen aufs innigste verknüpft ist.

Unter den Amnioten ist uns durch die Untersuchungen von S. MOLLIER und E. KALLIUS die Muskelentwickelung bei Lacerta am genauesten bekannt. Bei 5 mm langen Lacertaembryonen besteht unter dem Boden der Mundhöhle jederseits ein scharf abgegrenzter Zellstrang, der lateral und ventral vom N. hypoglossus begleitet wird. Er stellt die Anlage der hypobranchialen Muskulatur vor. Auf einem etwas älteren Stadium (Fig. 44) sondert sich im vorderen Teil dieses Stranges ein dorsaler Zug, der gegen den Zungenrücken auswächst,

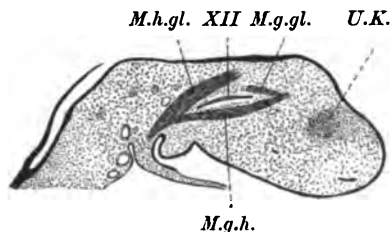


Fig. 44. Lacerta muralis, Embryo. Sagittalschnitt durch den Mundboden nach E. KALLIUS. *U.K.* Anlage des Unterkiefers. *M.g—h.* Musc. geniohyoideus. *M.h—gl.* Musc. hyo-glossus. *M.g—gl.* Musc. genio-glossus.

1) Ueber die Zungenmuskeln des fertigen Tieres vergl. vor allem E. GAUPP, Anatomie des Frosches. (3. Auflage von ECKER und WIEDERSHEIM, Anatomie des Frosches.) Braunschweig 1896.

von einem ventralen Abschnitt; beide gehen aboralwärts in die einheitliche Masse der Anlage über. Beide finden aboral Anheftung am Zungenbein. Der dorsale Teil bildet den Hyo-glossus (*M.h—gl*), der ventrale den Genio-hyoideus (*M.g—h*). Aus dem hinteren einheitlich gebliebenen Teil der Anlage geht der Cervico-hyoideus hervor. Bei etwa 6 mm langen Embryonen beginnt sich von der Dorsalseite des Genio-hyoideus, der zweite primitive Zungenmuskel, der Genio-glossus auszubilden (*M.g—gl*), dessen Züge bald fächerartig gegen die Ventralseite des lang ausgewachsenen Hyo-glossus ausstrahlen. Vorläufig sind die Muskelanlagen beider Seiten noch durch ein bindegewebiges Septum voneinander geschieden, das später bei der Ausbildung der Binnenmuskulatur der Zunge vielfach von Muskelfasern durchsetzt wird. Die letztere ist von beiden primären Zungenmuskeln ableitbar, und zwar stammen die ringförmig um den Hyo-glossus und um das Os entoglossum angeordneten Züge, sowie der Transversus linguae vom Genio-glossus, der Longitudinalis wahrscheinlich vom dorsalen Rand des Hyo-glossus (E. KALLIUS).

Ueber die Entwickelung der Zungenmuskeln bei den übrigen Reptilienordnungen und bei den Vögeln fehlen noch genauere Untersuchungen.

Ganz unzulänglich sind unsere Kenntnisse über die Muskelentwickelung bei den Säugern. Nach W. HIS (menschl. Embryonen) ist beim menschlichen Embryo eine Sonderung der einzelnen Faserkomplexe vom Beginn der 6. Embryonalwoche an möglich [1]).

Als Produkte der Schleimhaut der Zunge stellen sich zuerst die Papillen ein. Es bestehen schon bei manchen Amphibien und Reptilien, allgemein aber bei den Säugetieren zwei Arten derselben, indem die einen als Träger der Geschmacksknospen dienen, die anderen rein mechanisch wirksam sind.

In der Gruppe der gustatorischen Papillen sind die einfachsten die schon bei Amphibien und Reptilien vertretenen Papillae fungiformes, auf höherer Stufe stehen die bei Säugern allgemein vorkommenden Papillae circumvallatae und das bei vielen Formen als Papilla foliata sich darstellende Randorgan. Die mechanisch wirksamen Papillen repräsentieren die Papillae filiformes und die verschiedenen Modifikationen derselben (Hornzähne, Papillae fasciculatae, coronatae).

Andersartige, als Kauapparat thätige Gebilde des Zungenrückens sind die großen Hornplatten an der Zunge von Ornithorhynchus und die Knochenschuppen bei Hystrix cristata, über deren Entwickelung noch nichts bekannt ist. (Ueber die Zungenpapillen vergl. A. OPPEL (1900), wo auch die wichtigeren Arbeiten von POULTON, TUCKERMAN, MÜNCH u. a. ausführlich besprochen sind.)

Bei Amphibien und Reptilien treten in der ersten Anlage die Papillen nicht über die Oberfläche empor. Erhebungen des Bindegewebes werden durch solide Epithelmassen, von denen sich die Anlagen der Drüsenschläuche oder Krypten in die Tiefe senken, von-

1) HIS nimmt verschiedene Quellen für die Zungenmuskulatur an; so soll der Stylo-glossus aus dem 2. Schlundbogen, der Hyo-glossus aus dem 3. stammen. Transversus und Longitudinalis superior gelten als dem Zungenkörper eigentümliche Produkte, während Longitudinalis inferior und Genio-glossus aus der sog. Sublingualplatte stammen sollen. Es ist klar, daß hier höchstens der Ort, an welchem die ersten gut entwickelten Muskelfasern von HIS beobachtet wurden, dargestellt, aber nicht etwa die Quelle der Hypoglossusmuskulatur selbst aufgedeckt wird.

einander getrennt. Mit der Ausbildung von deren Lumina werden erst die Papillen zu selbständigen Vorragungen.

Im Prinzip gleichartig verläuft die Entwickelung der Papillen der Säugetiere. Sie beginnt, nachdem die äußere Form und die Anlage der Muskulatur der Zunge fertiggestellt ist (beim Menschen Anfang des 3. Monats, 50 mm langer Embryo, bei Wiederkäuern etwa in der 6.—7. Woche). Am frühesten treten die Papillae circumvallatae und fungiformes hervor. Etwas später (menschlicher Embryo 64 mm) werden die Anlagen der Papillae filiformes auf Schnitten erkennbar.

Die Entwickelung der Papillae fungiformes und filiformes des Menschen, über den wir hier am besten unterrichtet sind, erfolgt nach K. HINTZE in ziemlich übereinstimmender Weise, mit dem oben angegebenen Unterschied im zeitlichen Auftreten, der sich wohl aus der verschiedenen Mächtigkeit beider Papillenformen erklärt. Die erste Anlage besteht in zapfenartigen Erhebungen des Bindegewebes, welche in die Epithelschicht einspringen, das Epithel zieht über diese Bindegewebspapillen hinweg und zeigt nun ganz flache, buckelartige Erhebungen über ihnen. Nicht selten erheben sich über den Papillenanlagen Epithelwucherungen, meist in Form fingerartiger Zotten, die in den nächsten Wochen schwinden (Vorpapillen). Die Bindegewebspapillen nehmen allmählich die für P. fungi- und filiformes charakteristische Gestaltung an. Bei einem Foetus von 195 mm beginnt an ersteren bereits die Anlage der Sekundärpapillen. Schon früher (Foetus von 100 mm Länge) treten an ihnen die Anlagen der Geschmacksknospen hervor.

Während bisher die gesamten Papillenanlagen annähernd gleichmäßig von Epithel überzogen werden, werden am Anfang des 5. Monats durch Zerfall der oberflächlichen Epithelschichten zwischen den Papillen die letzteren frei und ragen nun über die Oberfläche der Zunge empor. Die Ausbildung der Papillen ist mit der Geburt noch nicht vollendet, die Entwickelung der Sekundärpapillen findet erst später ihren Abschluß. Auch die Form, Größe, Stellung und Zahl der fungiformen Papillen ist beim Neugeborenen eine andere als beim Erwachsenen. Besonders wichtig ist, daß ein großer Teil von ihnen jenseits der Säuglingszeit ihre Geschmacksknospen einbüßt. Die Papillae fungiformes verlieren an Bedeutung für den Geschmackssinn gleichzeitig mit der Aenderung der Ernährungsweise (H. STAHR).

Die Papillae circumvallatae (untersucht beim Kaninchen durch F. HERMANN und A. LUSTIG, beim Menschen durch LUSTIG, F. TUCKERMAN und J. GRÅBERG) beginnen beim Menschen etwa im 3. Monat

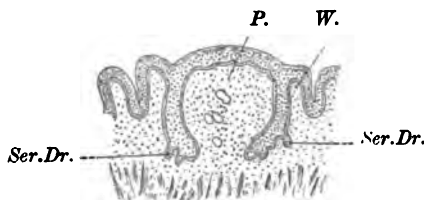


Fig. 45. Dasyurus hallucatus. Beutelfoetus. Längsschnitt durch die Anlage einer Papilla circumvallata, nach A. OPPEL 1899 Fig. 45 u. 46. *P.* **Anlage der Papille.** *W.* **Anlage des Walls.** *Ser.Dr.* **Anlage der serösen Drüsen.**

des embryonalen Lebens aufzutreten. Nach J. GRÅBERG finden sich hier makroskopisch bemerkbare Leistchen, die, nach hinten konvergierend, median zusammentreffen. Sie entsprechen den Anlagen sämtlicher umwallter Papillen. Die Abgrenzung derselben ist jetzt schon auf Schnitten

nachzuweisen, indem das Epithel in der Umgrenzung der einzelnen Papillen, also ringförmig, sich in Form solider Wucherungen in die Tiefe senkt. Diese Epitheleinsenkungen sind nach Hermann, der zuerst die Entwickelung der Papillae circumvallatae richtig darstellte, beim Kaninchen von 50 mm (23. Tag) schon vorhanden. Beim 4-monatlichen menschlichen Embryo sind die Papillen schon makroskopisch sichtbar; die Epithelwucherungen, welche die Papillen gewissermaßen aus dem Gewebe des Stratum proprium der Schleimhaut herausschneiden, sind erheblich tiefer eingesenkt, an ihrem oberen Rand macht sich eine weitere Verdickung bemerkbar, in welche später das Bindegewebe des Stratum proprium vordringt und damit die Umwallung der Papillen zustande kommen läßt. Ferner finden sich an den unteren Enden der Epitheleinsenkungen solide, nach außen wachsende Zapfen, die Anlagen der zu den Geschmacksorganen gehörenden serösen (Ebner'schen) Drüsen, die von hier zwischen die Züge der Muskulatur vordringen und sich dabei stark verästeln. Ende des 4. Monats beginnt dann in den soliden Epithelwucherungen eine Spaltbildung, welche den Wallgraben herstellt und damit die Sonderung der Papillen bewirkt, ferner das Lumen der Drüsen entstehen läßt. In dem zeitlichen Ablauf der Entwickelung der Papillen zeigen sich starke Schwankungen, ihren Abschluß finden sie im allgemeinen erst nach der Geburt. Jetzt gelangen auch erst die sekundären Papillen zur Ausbildung. (Letzteres gilt auch für das Kaninchen.)

In sehr verschiedenen Stadien der Entwickelung und unabhängig vom Entwickelungszustand der Papillen treten als Differenzierungen der Basalschicht des mehrschichtigen Plattenepithels die Sinnesknospen auf. Ihre Anlagen konnten von Gråberg schon beim 3-monatlichem menschlichen Embryo festgestellt werden. Auch Tuckerman fand sie bei einem 14-wöchentlichen Foetus. Lustig traf sie beim Kaninchen erst beim Neugeborenen an und vermißte sie noch beim 5-monatlichen Foetus. Sie nehmen alle Teile der Oberfläche der Papille ein, also auch, und zwar zahlreich, die horizontale Fläche, wie schon A. Hoffmann zeigt. An letzterer werden sie gegen Ende des intrauterinen Lebens und bald nach der Geburt bis auf wenige zurückgebildet. (Ueber die histologischen Vorgänge bei der Entwickelung der Geschmacksknospen s. Sinnesorgane.)

Die Betrachtung der Entwickelung der umwallten Papillen lehrt einen ersichtlich cänogenetisch veränderten Entwickelungsvorgang kennen. Die phylogenetisch zu trennenden Vorgänge der Ausbildung und der Versenkung der Papillen sind hier zeitlich zusammengefaßt. Dabei verspätet sich die Bildung des Ringgrabens, die phylogenetisch mit der Versenkung der Papille Hand in Hand ging, infolge der Zusammenfassung des Materials für die innere und äußere Bekleidung der Rinne.

Die Entwickelung der Papilla foliata ist durch Hermann beim Kaninchen untersucht. Bei einem 54 mm langen Embryo besteht die Anlage aus parallel zu einander gestellten, lamellenartigen Epitheleinsenkungen, die entsprechend gestaltete Bindegewebsblätter voneinander scheiden. Aeußerlich entsprechen leichte Einkerbungen den späteren Grenzen der Blätter der Papille. Von jeder der Epithellamellen geht jederseits bei 70 mm langen Embryonen etwa in der Mitte ihrer Höhe eine leistenförmige Erhebung aus, die eine Strecke weit in das Bindegewebe einwächst. Die Epithellamellen erscheinen jetzt also auf dem Längsschnitt durch die Papillen dreizipflig, der mittlere Zipfel greift am weitesten in die Tiefe. Dadurch zerfällt jedes der ursprünglich einfachen Bindegewebsblätter der Anlage nach der Zungenoberfläche zu in 3 Teile,

in einen mittleren, das sogenannte primäre Blatt, das der Oberfläche der Zunge am nächsten kommt, und zwei seitliche, die sogenannten sekundären Blätter der Papille, die sämtlich allmählich an Höhe zunehmen. Bei 95 mm langen Embryonen zeigen sich bereits die Anlagen der serösen (EBNERschen) Drüsen der Papille als Zellstränge, welche vom Grunde des mittleren Zipfels der Epithellamellen ausgehen und später in die Zungenmuskulatnr einwachsen. Gleichzeitig treten die ersten Spuren der Geschmacksknospen auf und zwar in dem Epithel, das die äußere Abgrenzung der sekundären Blätter der Papille bildet. Beim Neugeborenen beginnt die Bildung des Hohlraumes in den Anlagen der EBNER'schen Drüsen, die bereits anfangen, seitliche Aeste zu treiben. Schon am 2. Tage nach der Geburt stellen sie weitverzweigte Drüsenläppchen zwischen den Muskelzügen der Zunge vor. Erst beim 3-tägigen Kaninchen beginnt die Trennung der einzelnen Blätter der Papille voneinander durch Spaltbildung im Epithel. Gleichzeitig vermehrt sich die Zahl der beim Neugeborenen noch sehr spärlichen Geschmacksknospen. Durch Fortschreiten beider Prozesse erreicht die Papille etwa am 6. Tage nach der Geburt ihr definitives Verhalten. Nur die Geschmacksknospen zeigen noch Verschiedenheiten von ihrem Verhalten beim erwachsenen Tier.

Beim Menschen scheint die hier nur schwach entwickelte Papilla foliata verhältnismäßig spät aufzutreten. Während sie beim Kaninchen etwa gleichzeitig mit den Papillae circumvallatae bemerkbar wird, wurde sie von TUCKERMAN (1884) bei einem $4^1/_2$—5-monatlichen menschlichen Foetus noch vermißt.

Sowohl für die Papilla foliata wie für die circumvallata ist die Ansicht ausgesprochen worden, daß ihre Entstehung von erweiterten oder miteinander verschmolzenen Drüsenausführungsgängen, die einen Besatz von Geschmacksknospen erwarben, herzuleiten ist (POULTON, TUCKERMAN, GMELIN). Die Entwickelungsgeschichte spricht gegen eine derartige Ableitung und zeigt die Papille als das Primäre, die Drüsenbildung als einen sekundären Erwerb (vgl. OPPEL 1900).

Als eine weitere Bildung der Schleimhaut entstehen die Zungendrüsen. Sie legen sich bei allen Ordnungen als solide Epithelzapfen an, die erst später kanalisiert werden.

Zungendrüsen sind, wie Mundhöhlendrüsen überhaupt, eine Erwerbung landlebender Formen, sie fehlen daher den kiemenatmenden Amphibien noch völlig. (Ueber Rudimente von Drüsen, siehe p. 38.) Wir sahen schon oben, daß sie bei den Salamandrinen eine ungemein wichtige Rolle bei der Zungenentwickelung spielen. Der ganze vordere Teil der Zunge entsteht aus einem Drüsenfeld, dessen Schläuche specifischen Charakter tragen. Sie treten erst bei älteren Larven auf. Die ersten Anfänge der Ausbildung des Musc. genio-glossus stehen im Dienste der Sekretentleerung dieser Drüsen (s. o.). Erst gegen Ende der Metamorphose wird auch der Bereich der primitiven Zunge der Sitz kryptenartiger Einsenkungen. Sie erlangen aber nie die Mächtigkeit der Schläuche des Drüsenfeldes; ihr Epithel unterscheidet sich nicht von dem der übrigen Mundhöhle (E. KALLIUS).

Analoge Verhältnisse bestehen bei den Anuren (s. E. KALLIUS), mit dem Unterschied, daß die specifischen Zungendrüsen erst verhältnismäßig spät, gegen Ende der Metamorphose, auftreten, wenn das sie tragende präcopulare Gebiet bereits in die Zunge eingeht. Im Bereich des primitiven Zungenabschnittes entstehen erst später bei denjenigen Formen, bei denen er noch

am Zungenrücken Verwendung findet (Pelobatiden) flache Einsenkungen (Krypten), deren Auskleidung mit dem übrigen Mundhöhlenepithel übereinstimmt.

In der Gruppe der Sauropsiden finden sich Angaben bisher nur für Lacerta, eine Form, bei der gerade die Zungendrüsen ganz besonders in den Hintergrund treten, indem sie nur durch kurze kryptenartige Schläuche dargestellt werden. Ihre Anlagen finden sich in Form kurzer epithelialer Einsenkungen erst in Stadien, in denen die äußere Gestalt der Zunge und ihre Muskulatur bereits im wesentlichen fertig ist. Sie lassen nur die Enden der Zungenspitzen und ein dreieckiges Feld am Hinterrand der Zunge frei (E. Kallius).

Bei den Säugetieren bestehen zeitliche und örtliche Verschiedenheiten im Auftreten der beiden hier vorkommenden Drüsenarten, der serösen und Schleimdrüsen [1]). Die letzteren entstehen gleichzeitig mit den übrigen kleinen Drüsen der Mundhöhle (erheblich später als die großen Speicheldrüsen) als solide Epithelwucherungen. Nach Kölliker treten sie beim menschlichen Embryo im 4. Monat des embryonalen Lebens auf und bilden nach M. B. Schmidt in der Mitte des 5. Monats an den hinteren Zungenpartien bereits eine zusammenhängende, zwischen die obersten Muskelbündel eingelagerte Schicht. Die Entwickelung der serösen Drüsen erfolgt etwas später als die der Schleimdrüsen (A. Oppel [1900] fand sie bei einem Beutelfoetus von Dasyurus hallucatus gerade in der 1. Anlage, während die Schleimdrüsen annähernd den Bereich einnahmen, den sie auch später ausfüllen). Ferner sind sie, wie oben dargestellt, auf das innigste mit der Entstehung der Papillae circumvallatae und foliatae verknüpft (Fig. 45 *Ser.D.*).

Ueber die Entwickelung der Balgdrüsen der Zungenwurzel s. u. Sie treten nach A. Kölliker beim menschlichen Embryo am Schluß des 3. Monats auf.

Die Entwickelung der Skeletteile der Zunge kann hier nur kurz besprochen werden, da sie zum Teil wenigstens bei der Darstellung der Entwickelung des Hyo-branchialapparates geschildert wird. Nur die für uns wichtigsten Punkte können an dieser Stelle hervorgehoben werden.

In der primitiven Zunge der Larven der Amphibien liegt der vorderste Teil des Hyo-branchialapparates eingeschlossen. Mit der weiteren Entwickelung der Zunge, ihrer Abhebung von dem Boden der Mundhöhle und der mit der Metamorphose einsetzenden Umgestaltung des visceralen Bogensystems, befreit sich die Zunge von den Skeletteilen. Von einem Binnenskelett der Zunge kann man bei den höheren Amphibien nicht mehr sprechen.

Bei den Salamandrinenlarven findet sich in der Zunge die Hyoidcopula samt den sich ihr anfügenden Teilen des Zungenbein- und des 1. und 2. Kiemenbogen (3. und 4. Visceralbogen). Bei der Metamorphose löst sich vielfach der Verband des Hyo-branchialapparates. Für die Zunge bleiben bei Salamandra maculosa außer der Copula noch 2 Paare, sogenannte Processus hyoidei (anteriores und posteriores) von Bedeutung, die von der Dorsalseite der Copula entspringen und, lateralwärts in die Zunge eindringend, hier den einzelnen Bündeln des Genio-glossus Insertionsstelle bieten. Die vorderen Processus hyoidei

1) Ueber die Drüsen der Zunge siehe vor allem A. Oppel.

sind die stark reduzierten Hypohyalia, die ihre Verbindung mit den Keratohyalia verloren haben. Die hinteren Processus hyoidei sind Knorpelstücke, die bei älteren Larven je in der Mitte zwischen Hypohyale und dem gleichfalls bei der Metamorphose bestehen bleibenden Hypobranchiale des 1. Kiemenbogens ganz selbständig auftreten. Ihre Deutung scheint noch zweifelhaft (E. KALLIUS). Auch bei Triton bleibt das Hypohyale, allerdings in sehr reduzierter Form, erhalten (Fig. 46 *c*). Ebenso besteht jederseits ein dem Processus hyoideus posterior von Salamandra homologes Stück, das in die Zunge einragt *a*. Es befestigt sich mit einer ventralen Wurzel an der Copula etwas aboral von ihrem vorderen Ende, mit einer dorsalen Wurzel an einem medianen, dorsal dicht auf dem Vorderende der Copula lagernden dünnen Knorpelstab *b* (E. KALLIUS). Es scheint nicht ausgeschlossen, daß in letzterem Spuren eines Entoglossale vorliegen, wie es bei Fischen besteht und die Bildung des sogenannten Processus hyoideus posterior mit diesem in Verbindung zu bringen ist.

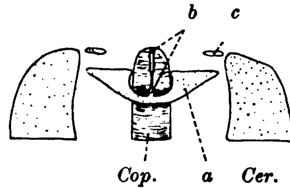


Fig. 46. Triton. Erwachsen. Vorderer Teil des Zungenbeinapparates. Schematisch nach E. KALLIUS. *Cop.* Copula. *Cer.* Ceratohyale. *c.* Rest der Hypohyale. *a*, *b* siehe Text.

Bei den Anurenlarven beherbergt die primitive Zunge die Hyoidbogen samt dem sie median verbindenden Knorpelgewebe (Pars reuniens GAUPP). Vor ihm liegt noch ein ganz isoliertes Knorpelstück (bei Alytes gut entwickelt, bei Rana ganz rudimentär), das von seinem Entdecker E. GAUPP (1894) als Copula des Hyoidbogens gedeutet wurde, in welchem man wohl aber ein Homologon des Entoglossale (Glossohyale) der Fische sehen kann. Es geht im späteren Larvenleben spurlos zu Grunde. Auch bei den Gymnophionenlarven (Ichthyophis P. u. F. SARASIN) besteht ein gut ausgebildetes Entoglossale, das bei der Metamorphose schwindet.

In der Zunge der Amnioten treffen wir in weiter Verbreitung ein Binnenskelett. Die Entwickelung des Processus entoglossus des Zungenbeins der Reptilien ist für Lacerta durch KALLIUS untersucht. Er entsteht in Kontinuität mit der Zungenbeincopula.

Anfänglich (bei 6 mm langen Embryonen) liegt er dicht unter der Oberfläche der noch wenig hervorragenden Zungenanlage, eingebettet in einen median vorspringenden schmalen Wulst. Bei der weiteren Ausbildung (Entwickelung der Muskulatur) und dem Dorsalwachstum der Zunge bleibt er im gleichen Niveau liegen, so daß er schließlich in den ventralsten Teilen der Zunge lagert. Im Laufe der Entwickelung macht sich noch eine Verlagerung der Zunge samt dem ihr angeschlossenen Kehlkopfeingang gegen das Zungenbein in der Richtung nach vorn bemerkbar. Während der hinterste Teil der Zunge anfangs gerade über der Copula lagert und der Processus entoglossus in seiner ganzen Ausdehnung der Zunge eingelagert ist, liegt später der hintere Zungenrand und der Aditus laryngis ein ganzes Stück vor der Copula und der Processus entoglossus gehört nur mit seiner vorderen Hälfte der Zunge selbst an.

Es besteht die Möglichkeit, daß im Processus entoglossus der Reptilien ein Glossohyale enthalten ist, dessen Spuren wir ja auch bei Amphibien verbreitet trafen. Eine andere Genese nimmt das Zungenskelett der Vögel. Wie aus der Darstellung W. K. PARKER's

hervorgeht, entwickelt sich das sogenannte Os entoglossum der Vögel aus den vielleicht mit dem Glosso-hyale verschmelzenden [1]) Resten der Zungenbeinbogen.

Der Zunge vieler Säugetiere gehört ein stabartiges Stützorgan an, das als Lyssa bezeichnet wird (Carnivoren, Edentaten, Insectivoren, Schwein) und von sehr verschiedenem Aufbau ist.

Es handelt sich bei der Lyssa um einen durch Bindegewebe abgegrenzten Strang, dessen Inneres Fettgewebe, Muskelfasern, Bindegewebe und in manchen Fällen Knorpelstücke bilden; die verschiedenen Gewebsarten finden sich dabei in verschiedener Kombination. Mit diesen Bildungen gehört das rudimentäre Knorpelskelett der Unterzunge von Stenops und Tarsius zusammen. Als Rest eines solchen ist auch der Fettkern in der Unterzunge von Petaurus (nach OPPEL) hierher zu rechnen. Ausgangspunkt aller dieser Bildungen ist nach NUSBAUM und MARKOWSKI ein Glossohyale, als dessen Abkömmling von GEGENBAUR schon der Knorpel der Unterzunge der Prosimiern gedeutet wurde.

Von entwickelungsgeschichtlichen Ergebnissen, die hier in Betracht kommen, ist anzuführen, daß die Lyssa der Hunde nach NUSBAUM und MARKOWSKI sich an der Ventralseite der Zunge im Bereich eines Rudimentes einer Unterzunge anlegt. Ferner fanden die genannten Autoren Reste eines Zungenknorpels auch beim Menschen. In fast einem Drittel der untersuchten älteren, 8—9-monatlichen Embryonen und Neugeborenen lag unter dem Septum, stellenweise mit ihm durch Bindegewebsstränge in Verbindung, ein länglich-ovales Knorpelstück, das in anderen Fällen durch eine von Bindegewebe abgeschlossene Fettgewebsmenge vertreten war; noch häufiger fand sich am aboralen Ende des Septums, dicht am Zungenbeinkörper, ein Knorpelstück, das in einem Falle (7-monatl. Embryo) mit dem ersteren in Kontinuität stand.

Die Entwickelungsgeschichte scheint auch dafür zu sprechen, daß das Septum der Säugetierzunge mit der Bindegewebshülle der Lyssa in genetischer Beziehung steht. Wo, wie beim Hund, beide getrennt sind, besteht embryonaler Zusammenhang.

Ueberschauen wir noch einmal rasch die Vorgänge der Zungenentwickelung, so ergiebt sich zunächst, daß von den landlebenden Amphibien an allen höheren Wirbeltieren gemeinsam ist, daß ihre Zunge sich aus zwei Abschnitten, offenbar verschiedenen phylogenetischen Alters, aufbaut. Ein hinterer Teil entspricht der Fischzunge; ihm liegt der vordere mediane Abschnitt des Hyobranchialskeletts zu Grunde (copularer Teil). Der vordere Teil ist eine Bildung des vor der primitiven Zunge gelegenen Bezirks des Mundhöhlenbodens, der sich der ersteren in immer größerer Ausdehnung anschließt (präcopularer Teil).

Bei den Amphibien (Salamandrinen und Anuren) kommt das verschiedene Alter beider Teile noch deutlich in verschiedenzeitlicher Entwickelung zum Ausdruck. Bei den Amnioten ist das nicht mehr der Fall. Der präcopulare Teil zeichnet sich bei letzteren durch seine Mächtigkeit aus, indem er sich weit auf die Innenfläche des Kieferbogens vorschiebt (Tuberculum impar. samt seitlichen Zungenwülsten), ein Vorgang, der bei den Amphibienlarven von vornherein ausgeschlossen ist.

---

1) Nach C. GEGENBAUR. Vgl. Anat. 1898, p. 448.

Die Einbeziehung größerer Teile des Mundbodens in die Zunge hat das Eintreten eines neuen Nerven, des Trigeminus, in ihr Bereich zur Folge, der bei den Amphibien mit der Zunge noch nichts zu thun hat. Bei diesen ist der Glossopharyngeus der einzige sensible und secretorische Zungennerv, obwohl man nach der Art der Entstehung der Zunge auch an eine Beteiligung des Facialis denken könnte. Auf der anderen Seite fällt auf, daß, während bei Lacerta, abgesehen vom Hypoglossus, der Glossopharyngeus, Facialis und Trigeminus in die Zunge eintreten, die letzteren beiden Nerven den Krokodilen und Vögeln fehlen (vergl. E. GAUPP 1888).

Da die Amphibienzunge während ihrer Entwickelung dauernd in Gebrauch steht, so tritt hier die Bedeutung ihrer Bestandteile für den Fortschritt in der Ausbildung des Organs klarer hervor, als das bei den Amnioten der Fall sein kann. Der erste Anstoß zur Bildung eines präcopularen Teiles der Zunge geht, wie es die Zungenentwickelung bei den Salamandrinen lehrt, von den Drüsen aus, die vor dem Bereich der primitiven Zunge entstehen. Im Dienste der Sekretentleerung dieser Drüsen entsteht als Abzweigung des Geniohyoideus der Genioglossus. Dieses Drüsenfeld vereinigt sich bei weiterer Erhebung mit der primitiven Zunge, an deren Bewegungen es schon vorher Anteil nehmen mußte, und führt der Zunge damit gleichzeitig seinen Muskel zu, der nun für das ganze Organ Bedeutung gewinnt. Es war C. GEGENBAUR (1894), der die Bedeutung der Drüsen zuerst erkannte, und auch E. KALLIUS, der die thatsächlichen Angaben GEGENBAUR's in wichtigen Punkten korrigieren mußte, konnte die Richtigkeit des Gedankens bestätigen. Die Auflösung des Hyoidkomplexes bei der Metamorphose läßt Teile des Sternohyoideus frei werden und ermöglicht die Ausbildung des Hyoglossus (GEGENBAUR).

Schon bei den Anuren verschieben sich die Verhältnisse ersichtlich in Zusammenhang mit der Zunahme der Bedeutung der Zungenmuskulatur, die nun auch entwickelungsgeschichtlich in den Vordergrund gerückt wird. Der Genioglossus entsteht schon vor dem Auftreten der Drüsen als wesentlicher Bestandteil des präcopularen Feldes, der Hyoglossus schon vor dem Einsetzen der Metamorphose.

Ganz anders liegen die Dinge bei den Amnioten. Die äußere Form der Zunge ist bereits in den wesentlichsten Zügen fertig gestellt, ehe die Muskel- und Drüsenentwickelung einsetzt. Der Raum, den Muskeln und Drüsen einnehmen sollen, ist vorbereitet, ehe die gewebliche Differenzierung des Embryos die Sonderung von Drüsen und Muskeln möglich macht. Die die phylogenetische Entwickelung der Zunge wesentlich beherrschenden Teile treten ontogenetisch als sekundäre Einlagerung eines vorgebildeten Zungenwulstes auf, eine hochgradig cänogenetisch veränderte Entwickelungsweise.

Während die Bedeutung, welche Skeletteile, Drüsen und Muskeln für die Ausbildung der Zunge besessen haben, in der Entwickelungsgeschichte wenigstens stellenweise zum Ausdruck kommt, scheint ein anderer, die äußere Gestalt der Zunge beherrschender Faktor ontogenetisch nicht erkennbar zu werden oder ist noch nicht erkannt worden. Bei allen Sauropsiden, deren Gaumen noch nicht abgeschlossen ist, dient die Zunge als Ergänzung des unvollständigen Bodens der sekundären Nasenhöhle und findet sich in oft überraschender Weise den Gaumenanfängen in ihrer Gestaltung angepaßt. Es scheint nicht unmöglich, daß auch in der Entwickelung eine gewisse Parallele zwischen

den Bildungen des Daches und des Bodens der Mundhöhle erkennbar wird. (Vergl. E. Göppert, Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Kehlkopfes und seiner Umgebung. In: Semon, Zoolog. Forschungsreisen. III. Jenaische Denkschriften. VI. 1901.) Auf die Thatsache, daß bei den Säugern vor der Bildung des sekundären Gaumens die Zunge bis zum Dach der primitiven Mundhöhle emporragt, sei hier noch kurz hingewiesen (s. Fig. 49).

Es wird sich jetzt noch fragen, ob die Entwickelungsgeschichte der Säugetierzunge, die schwierigste Frage ihrer Morphologie, die der sog. Unterzunge fördert. Gegenbaur brachte zuerst die hierher gehörigen Dinge bei Marsupialiern, Prosimiern, Anthropoiden und Mensch miteinander in Zusammenhang und trennte sie von anderen Faltungen des Mundbodens. Bei Prosimiern stellt sich die Unterzunge wie eine zweite Zunge dar mit frei vorragender Spitze und starker Verhornung ihres Epithelüberzuges, die Marsupialier zeigen sie in ganzer Ausdehnung der Unterfläche der Muskelzunge angeschlossen, als ein scharf abgegrenztes, vorspringendes Feld mit oft erheblicher Verhornung des Epithels. Endlich wird sie bei Anthropoiden und Mensch nur noch in Resten als ein von den Plicae fimbriatae begrenztes dreiseitiges Feld angetroffen.

Gegenbaur deutet diese Befunde derart, daß er den ursprünglichen Zustand der Unterzunge bei den Prosimiern erblickt. Die größere Freiheit der Unterzunge ist bei den Marsupialiern aufgegeben, indem sie hier in die Muskelzunge aufgeht. Die Möglichkeit hierzu bot die Rückbildung des bei einzelnen Prosimiern noch erhaltenen Skelettstabes (s. o. p. 50) und die geringe Ausbildung der Verhornung, das Ende des Prozesses zeigen die Anthropoiden und der Mensch. Gegenbaur meint nun, daß in der Unterzunge der Rest einer alten Zunge vorliegt und daß aus deren hinterem Teil die Muskelzunge der Säuger ihren Ursprung nahm.

Man wird zugeben müssen, daß, wie Gegenbaur übrigens selbst sehr wohl wußte, die Entwickelungsgeschichte einer Entstehung der Muskelzunge aus dem hinteren Teil einer einfacheren Zunge nicht das Wort redet. Es scheint aber, als ob gerade auf diesen speciellen Punkt der Gegenbaur'schen Ableitung nicht das Hauptgewicht gelegt werden darf und doch der Grundgedanke, daß in der Begrenzung der Unterzunge die Ränder einer früheren Zungenbildung erhalten sind, zu Recht bestehen kann. Ob wirklich die Selbständigkeit der Unterzunge der Prosimier einen ursprünglicheren Zustand darstellt, als ihr Anschluß an die Muskelzunge, müßte erst die Untersuchung ihrer Entwickelung entscheiden.

Eine andere Auffassung der Unterzunge vertritt A. Oppel. Er glaubt, daß die Zunge niederer Formen in ganzer Ausdehnung ohne Rest in die Muskelzunge überging. Während nun bei der Mehrzahl der Ordnungen das Skeletstück der Zunge in die Muskelzunge aufgenommen wurde und hier entsprechende Veränderungen erfuhr (Lyssa) oder ganz schwand, wurde in anderen Fällen die Zunge von dem ihren Bewegungen hinderlichen Skelett befreit, indem dasselbe samt seiner Umgebung an der Unterfläche der Zunge abgetrennt wurde. Dieser abgegrenzte Teil bildet die Unterzunge. Trat inzwischen eine Rückbildung des Knorpels ein, so stockte diese Abgrenzung und blieb, wie bei den Marsupialiern, in mäßigem Grade bestehen, erhielt sich das Skelett länger, so erfolgte

sie, wie bei den Prosimiern, in ausgiebiger Weise. Die Unterzunge ist also eine Erwerbung einzelner Ordnungen der Säugetiere.

Hierzu ist zu bemerken, daß die Emanzipierung der Muskelzunge von dem primitiven Skelettteil jedenfalls die Einleitung der Abtrennung der Unterzunge nicht verständlich macht, denn erst nach erheblichem Fortschreiten des Prozesses konnte jenes Ergebnis zustande kommen, der erste Beginn aber konnte nicht die geringste Bedeutung in dieser Richtung haben. Allerdings könnte der noch zu erbringende Nachweis, daß die Unterzunge ontogenetisch später auftritt als die Hauptmasse der Zunge, für den sekundären Charakter der ersteren in Anspruch genommen werden, wenn nicht, wie GEGENBAUR bereits betont, hier nur eine Verschiebung im zeitlichen Auftreten vorliegt.

Litteratur

über die Entwickelung der Zunge.

Bayer, F. *Bemerkung zur Entwickelung der Eidechsenzunge. Morph. Jahrb. Bd. XXIII.* **1899.**

van Bemmelen, J. F. *Ueber die Herkunft der Extremitäten und Zungenmuskulatur bei Eidechsen. Anat. Anz.* **1889.**

Born, G. *Ueber die Derivate der embryonalen Schlundbogen und Schlundspalten bei Säugetieren. Arch. mikr. Anat. Bd. XXII.* **1883.**

Bujor, M. P. *S. Litteratur zum vorhergehenden Abschnitt.*

Corning, H. K. *Ueber die Entwickelung der Kopf- und Extremitätenmuskulatur bei Reptilien. Morph. Jahrb. Bd. XXVIII.* **1899.**

— *Ueber die Entwickelung der Zungenmuskulatur bei Reptilien. Verh. d. anat. Ges.* **1895.**

Bashford, Dean. **1899.** *A. L. III 2.*

Dursy, E. *Zur Entwickelungsgeschichte des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbeltiere. Tübingen* **1869.**

Gaupp, E. *Anatomische Untersuchungen über die Nervenversorgung der Mund- und Nasenhöhlendrüsen der Wirbeltiere. Morphol. Jahrb. Bd. XIV.* **1888.**

— *Beiträge zur Morphologie des Schädels. II. Das Hyobranchialskelett der Anuren und seine Umwandlung. Morphol. Arb. Bd. III.* **1894.**

Gegenbaur, C. *Ueber die Unterzunge des Menschen und der Säugetiere. Morphol. Jahrb. Bd. IX.* **1884.**

— *Beiträge zur Morphologie der Zunge. Ibidem. Bd. XI.* **1886.**

— *Zur Phylogenese der Zunge. Ibidem. Bd. XXI.* **1894.**

Gmelin. *Zur Morphologie der Papilla vallata und foliata. Arch. mikrosk. Anat. Bd. XL.* **1892.**

Goette, A. *Unke, s. A. L. III 7.*

Gråberg, J. *Beiträge zur Genese des Geschmacksorganes des Menschen. Morphol. Arb. Bd. VIII.* **1898.**

Harrison, R. G. *Die Entwickelung der unpaaren und paarigen Flossen der Teleostier. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVI.* **1895.**

Hermann, F. *Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des Geschmacksorganes beim Kaninchen. Arch. mikrosk. Anat. Bd. XXIV.* **1884.**

His. *S. A. L. III 10.*

Hintze, K. *Ueber die Entwickelung der Zungenpapillen beim Menschen. Inaug.-Diss. medizin. Fakult. Straſsburg* **1890.**

Hoffmann, Arthur. *Ueber die Verbreitung der Geschmacksknospen beim Menschen. Virch. Arch. Bd. LXII.* **1875.**

Kallius, E. *Beiträge zur Entwickelung der Zunge. I. Teil. Amphibien und Reptilien. Anat. Hefte. Heft 52/53,* **1901.**

— *Beiträge zur Entwickelung der Zunge. Verh. Anat. Ges. Bonn* **1901.**

v. Kupffer, C. **1900.** *S. L. zu Bd. II. Kapitel 1.*

Lorén, Chr. *Beiträge zur Kenntnis vom Bau der Geschmackswärzchen der Zunge. Vom Verf. aus dem Schwedischen übersetzt und am 16. Nov. 1867 eingesandt. Arch. mikr. Anat. Bd. IV.* **1868.**

Ludwig Ferdinand, *Kgl. Prinz von Bayern. Zur Anatomie der Zunge. Eine vergleichend-anatomische Studie. München* **1884.**

Lustig, A. *Beiträge zur Kenntnis der Entwickelung der Geschmacksknospen. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. Bd. LXXXIX.* **1884.**

Mall, P. *Entwickelung der Branchialbogen und -Spalten des Hühnchens. Arch. Anat. u. Phys. Anat. Abt. Jahrg.* **1887.**
Maurer, F. *Der Aufbau und die Entwickelung der ventralen Rumpfmuskulatur bei den urodelen Amphibien und deren Beziehung zu den gleichen Muskeln der Selachier und Teleostier. Morpholog. Jahrb. Bd. XVIII.*
Mollier, S. *Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere. II. Das Cheiropterygium. Anat. Hefte (Bonnet und Merkel).* **1895.**
Nusbaum, J. *Lyssa und Rudimente der Unterzunge bei den Fleischfressern. (Polnisch.) Abh. d. Krakauer Akad. math.-natw. Kl.* **1896.**
Neal, H. V. *The development of the Hypoglossus musculature in Petromyzon and Squalus. Anat. Anz. Bd. XIII.* **1897.**
Nusbaum, Jos. u. **Markowski, Z.** *Zur vergleichenden Anatomie der Stützorgane in der Zunge der Säugetiere. Anat. Anz. Bd. XII.* **1896.**
— *Weitere Studie über die vergleichende Anatomie und Phylogenie der Zungenstützorgane der Säugetiere, zugleich ein Beitrag zur Morphologie der Stützgebilde in der menschlichen Zunge. Ibidem. Bd. XIII.* **1897.**
Oppel, A. *Ueber die Zunge der Monotremen, einiger Marsupialier und von Manis javanica. Zoolog. Forschungsreisen. Bd. IV. Lief. II. Jena* **1899.**
— *Zur Topographie der Zungendrüsen des Menschen und einiger Säugetiere. Festschrift z. 70. Geburtstag von C. v. Kupffer.* **1899.**
— *Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie. Bd. III. Jena* **1900.**
Parker, W. K. *On the structure and development of the skull of the common fowl (Gallus domesticus). Philos. Trans. R. Soc. Lond. Vol. CLIX.* **1870.**
Poulton, E. B. *The tongue of Ornithorhynchus paradoxus: the origin of taste bulbs, and the parts upon which they occur. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. 23.* **1883.**
Reichert, C. *Ueber die Visceralbogen der Wirbeltiere im allgemeinen und ihre Metamorphose bei den Vögeln und Säugetieren. Arch. Anat. u. Phys.* **1837.**
Sarasin, P. u. F. *Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon. Bd. II. Heft 4. Wiesbaden* **1890.**
Schmidt, M. B. *Ueber die Flimmercysten der Zungenwurzel und die drüsigen Anhänge des Ductus thyreo-glossus. Festschrift f. Benno Schmidt. Jena* **1896.**
Schwalbe, G. *Das Epithel der Papillae vallatae. Vorl. Mitteil. Arch. mikr. Anat. Bd. III.* **1867.**
— *Ueber die Geschmacksorgane der Säugetiere und des Menschen. Arch. mikr. Anat. Bd. IV.* **1868.**
Stahr, H. *Ueber die Papillae fungiformes der Kinderzunge und ihre Bedeutung als Geschmacksorgan. Zeitschr. f. Morph. u. Anthrop. Bd. IV.* **1901.**
Tuckerman, F. *Anatomy of the papilla foliata of human infant. Journ. Anat. and Phys. Lond. Vol. XXII.* **1884.**
— *On the development of the taste organs of man. Ibidem. Vol. XXIII.* **1889.** *Vol. XXIX.* **1890.**
— *Further observations on the gustatory organs of the mammalia. Journ. Morph. Vol. VII.* **1892.**
Völtzkow, A. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Reptilien. Biologie und Entwickelung der äußeren Körperform von Crocodilus madagascariensis Grand. Abh. Senckenberg. naturf. Ges. Bd. XXVI.* **1899.**

b) Drüsen der Mundhöhle.

Drüsen fehlen der Mundhöhle der Fische noch völlig. Nur Petromyzon macht eine Ausnahme.

Hier mündet jederseits am Boden der Mundhöhle etwas nach außen und ventral vom seitlichen Zungenlappen der Ausführungsgang einer Drüse, deren Körper weiter caudal in der Masse des Musculus basilaris eingebettet lagert (G. Born 1828, P. Fürbringer 1875, A. Schneider 1879). Die Drüse entsteht nach C. C. Känsche (1890) bald nach Beginn der Metamorphose des Ammocoetes als solide Epitheleinsenkuug zur Seite der Basis des medianen Tentakels und erlangt ihre definitive Größe noch vor der Differenzierung des neuen Skelettes und der Muskeln der Zunge.

Das Auftreten von Drüsen bei den Amphibien[1]) steht in unmittelbarem Zusammenhang mit dem Uebergang zur terrestrischen Lebensweise, wie wir schon bei den Zungendrüsen sahen[2]).

Abgesehen von den Zungendrüsen ist Salamandrinen und Anuren eine Glandula intermaxillaris (s. internasalis) gemeinsam, die am vordersten Teil des Mundhöhlendaches mündet, bei den Salamandrinen mit der Hauptmasse ihre Schläuche im Cavum internasale lagert oder sich von hier mehr oder weniger weit über das Schädeldach ausbreitet, bei den Anuren im wesentlichen vor der knorpeligen Nasenkapsel liegt. Den Anuren kommt außerdem eine den Hinterrand der Choanen einnehmende sogenannte Rachendrüse zu (G. Born). Viel ansehnlicher sind die Mundhöhlendrüsen der Gymnophionen entfaltet, denen übrigens eine Intermaxillardrüse fehlt. Modifizierte Hautdrüsen begleiten als Lippendrüsen im engen Anschluß an die Zähne die Außenseite der Zahnreihe des Ober- und Unterkiefers. Zwischen den oberen und unteren beiden Zahnreihen, sowie an der Innenseite der inneren Reihe lagert eine dichte Masse von Drüsen. Eine Gruppe sogenannter Choanendrüsen nimmt die Außenwand der Choane ein.

Ueber die Entwickelung der Munddrüsen der Gymnophionen ist noch nichts bekannt; für Salamandrinen und Anuren wissen wir, daß sie in den letzten Zeiten des Larvenlebens als Gruppen anfänglich solider Epitheleinsenkungen entstehen. Die eigentlichen Zungendrüsen legen sich in dem Gebiet zwischen der primitiven Zunge und dem Unterkiefer an (Fig. 39) und werden erst im Laufe der Entwickelung in die Zunge aufgenommen (s. o.). Die Glandula intermaxillaris (internasalis) der Salamandrinen tritt am vordersten Teile des Mundhöhlendaches als ein dicker, solider Epithelzapfen auf, der, median gelagert, in das Bindegewebe des Cavum internasale eindringt (Fig. 47 *Gl. interm.*) und hier später mehrere Drüsenschläuche hervorsprossen läßt. Der Epithelzapfen selbst bildet nach Herstellung eines Lumens den die Drüsenschläuche in seinem Grunde aufnehmenden Vorraum der Intermaxillardrüse (Triton alpestris). Bei den Anuren entstehen die Drüsenschläuche der Glandula intermaxillaris unmittelbar vom Epithel des Munddaches aus. Die Rachendrüse findet sich bei älteren Kaulquappen jederseits als eine den Hinterrand der Choane umgürtende Gruppe kurzer Schläuche.



Fig. 47. Triton alpestris. Larven von 3 cm Länge. Querschnitt durch den vorderen Teil des Kopfes. *Gl.interm.* Anlage der Glandula intermaxillaris (internasalis). *R.* Nasenhöhle.

Im Reichtum des Drüsenapparates der Mundhöhle schließt sich die Mehrzahl der Reptilien an die Gymnophionen an, und nur dort, wo eine aquatile Lebensweise eine Anfeuchtung der Mundhöhle

1) Ueber die Mundhöhlendrüsen der Amphibien siehe A. Oppel, ferner R. Wiedersheim, P. Reichel, E. Gaupp, P. u. F. Sarasin.
2) Spuren von Mundhöhlendrüsen besitzt Siredon; eine gut entwickelte Glandula intermaxillaris Siren lacertina.

entbehrlich macht, ist ihre Ausbildung beschränkt. Letzteres trifft vor allem die Hydrosaurier, aber auch die Seeschildkröten.

Im allgemeinen (s. Fig. 48) unterscheidet man als Mundranddrüsen Glandulae labiales superiores und inferiores an der Außenseite der Zahnreihe. Die vordersten Teile der ersteren Gruppe bilden bei Schlangen, aber auch einzelnen Sauriern die Schnauzendrüse (prämaxillare Drüse), die hinterste Oberlippendrüse, auch bei giftlosen Schlangen durch besonderes Epithel ausgezeichnet, wird zur Giftdrüse. Außer den Krokodilen fehlen die Lippendrüsen den Schildkröten, im Zusammenhang mit der Umgestaltung der Mundränder. In fast allgemeiner Verbreitung bestehen Glandulae linguales und sublinguales als eng zusammengehörige Gruppen. Ferner Glandulae palatinae, die meist entsprechend der Gestaltung des Munddaches als mediane und laterale Gruppen auftreten [1]).

Unsere Kenntnis von der Entwickelung der Mundhöhlendrüsen der Reptilien beruht vor allem auf den Angaben P. REICHEL's über Tropidonotus natrix. Am frühesten treten die Glandulae labiales inferiores auf (Embryo von 6,4 cm Länge), etwas später die superiores. Es handelt sich um solide Epithelzapfen, die an der Außenseite der Zahnleiste oder an deren Verbindung mit dem Mundhöhlenepithel in größerer Zahl entstehen und in die Tiefe wachsen. Die Anlagen der Oberlippendrüsen sind anfänglich alle gleichartig, erst später macht sich an der vordersten Anlage und ebenso an einer der letzten, welche stets mit der Zahnleiste in unmittelbarer Verbindung steht, stärkeres Wachstum bemerkbar. Die erstere, dicht neben dem Eizahn gelegen, entwickelt sich zur Schnauzendrüse, die letztere zu dem der Giftdrüse homologen, durch gelbliche Färbung ausgezeichneten Teil der Drüsengruppe. Wie H. MARTIN zeigte, entsteht auch die eigentliche Giftdrüse in unmittelbarer Verbindung mit der Anlage des Giftzahnes.

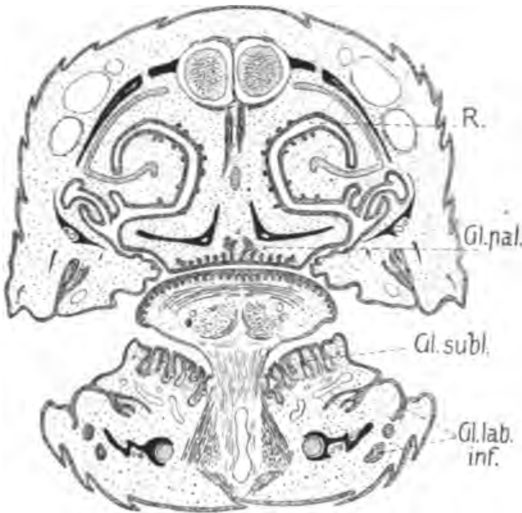


Fig. 48. Anguis fragilis. Aelterer Embryo. Querschnitt durch den Vorderkopf. *Gl.pal.* Anlagen der Glandulae palatinae auf dem Mittelfeld des Gaumens. *Gl.lab.inf.* Anlagen der Unterlippendrüsen. *Gl.subl.* Glandulae sublinguales. *R.* Nasenhöhle.

Erst nach den Lippendrüsen, bei 7 cm langen Embryonen legen sich die Glandulae sublinguales als eine Reihe seitlich von der Medianebene ausgehender Epitheleinsenkungen an. Schon frühzeitig

1) Ueber die Drüsen der Reptilien und die hierhergehörige Litteratur siehe A. OPPEL, P. REICHEL, E. GAUPP, F. LEYDIG.

sondern sich jederseits die vordersten Anlagen von den übrigen, indem sie gemeinsam, innig zusammengeschlossen, in aboraler Richtung auswachsen und zu dem großen, scharf begrenzten Drüsenkörper werden, den man nach den Ort seiner Mündung als vordere Sublingualdrüse unterscheidet. An ihn legen sich quergestreifte Muskelfasern dicht an, die einen Protractor und Compressor der Drüse hervorgehen lassen. Die übrigen Anlagen der Sublingualdrüsen, die in bilateraler Anordnung an dem dem Mundhöhlenboden entsprechenden Boden der Zungenscheide entspringen, schließen sich zu einem median gelegenen Drüsenkörper zusammen, zur hinteren Sublingualdrüse, die ihrer Entstehung entsprechend mit einer größeren Zahl von Ausführgängen mündet.

Auch bei Lacerta ist nach E. KALLIUS bald nach dem Auftreten der sublingualen Drüsenanlagen ihre Trennung in eine vordere und hintere Gruppe erkennbar (vergl. A. OPPEL). Dieser Sonderung entspricht hier, wie bei den Schlangen, eine scharf ausgesprochene histologische Differenzierung, indem die vordere Sublingualdrüse den Charakter der serösen, die hintere den der Schleimdrüsen aufweist.

Ueber die Entstehung der Glandulae palatinae ist nichts besonderes zu bemerken; wie Fig. 48 von Anguis fragilis zeigt, entstehen sie aus einer großen Zahl von Epitheleinsenkungen. Ueber die Glandulae linguales s. o.

Von den Mundhöhlendrüsen sind die Glandulae labiales mit Bestimmtheit ektodermalen Ursprungs. Ihre Vertreter bei den Gymnophionen zeigen ihrem ganzen Verhalten nach ihre Herkunft von Hautdrüsen an (P. und F. SARASIN). Auch die Hautdrüsen der Kieferränder bei einzelnen Urodelen sind nach P. REICHEL schon durch gewisse Besonderheiten ihres Epithels von den übrigen Drüsen des Integuments ausgezeichnet. Die bei Amphibien bekannte Giftigkeit des Sekretes der Hautdrüsen läßt in der Eigenschaft der Giftdrüse der Schlangen und der gleichen Beschaffenheit einer wohl aus Unterlippendrüsen hervorgegangenen Giftdrüse eines Sauriers, Heloderma horridum, keine absolut neuen Erwerbungen erkennen.

In ganz charakteristischer Weise weicht der Munddrüsenappara der Vögel von dem der Reptilien ab, wenn auch in wesentlichen Zügen Uebereinstimmung herrscht[1]).

Den Vögeln fehlen begreiflicherweise die Mundranddrüsen im Bereich des Ober- und Unterschnabels. In ihre Gruppe gehört aber wohl die sog. Mundwinkeldrüse (früher vielfach als Parotis bezeichnet), die, wie ihr Name sagt, an der Kieferkommissur mündet. Sie bildet eine Besonderheit der Vögel. Glandulae palatinae sind in mehrfachen Gruppen ausgebildet. Die Drüsen des Mundbodens vertreten Glandulae linguales und jederseits, vielfach zwei Gruppen bildend, Glandulae sublinguales (s. submaxillares). Die hintere dieser Gruppen liegt bereits im Gebiet des Glossopharyngeus, während die Gl. sublingualis post. der Saurier und Ophidier noch dem des Trigeminus III und Facialis angehört (E. GAUPP).

Nach P. REICHEL beginnt die Entwickelung der Drüsen beim Hühnerembryo am 8. Bebrütungstage. Wie immer, bestehen die An-

1) Ueber die Munddrüsen der Vögel s. E. GAUPP, P. REICHEL, E. GIACOMINI, A. OPPEL.

lagen aus soliden Epitheleinsenkungen, die frühzeitig ein Lumen erhalten. Die Anlagen der Glandulae sublinguales (submaxillares), neben der Medianebene dicht hinter dem Schnabelwinkel und weiter rückwärts zur Seite der Zunge, lassen anfänglich eine Trennung in gesonderte Gruppen nicht erkennen. Die lateral von der Zunge gelegenen Anlagen stehen in unmittelbarer Nachbarschaft zu den Glandulae linguales, die von den Seitenflächen der Zunge ausgehen. Am Mundwinkel entsteht als einzelne Anlage die Mundwinkeldrüse in der auch später von ihr eingenommenen Lagerung, so daß die Entwickelungsgeschichte keine Instanz für ihre Beurteilung liefert (s. das oben Bemerkte). Gleich in einzelnen Gruppen, die dem fertigen Zustand entsprechen, entwickeln sich die Glandulae palatinae.

Auf höchster Entwickelungsstufe stehen die Mundhöhlendrüsen bei den Säugern, bei denen die aufgenommene Nahrung am ausgiebigsten innerhalb der Mundhöhle verarbeitet wird. Das Fehlen aller Speicheldrüsen bei den Barten- und Zahnwalen, einzelner der großen Speicheldrüsen bei Pinnipediern und Sirenen ist mit der Lebensweise im Wasser in Zusammenhang zu bringen und als Rückbildung zu deuten.

Im allgemeinen sind einzelne Drüsen innerhalb bestimmter Drüsengruppen zu besonders mächtiger Ausbildung gelangt und haben sich dabei unter starker Verlängerung des Ausführganges weit von ihrem Mutterboden entfernt. Neben ihnen bestehen die Gruppen kleinerer Drüsen, denen sie entstammen, weiter. Zwei Formen secernierender Elemente sind entweder in der gleichen Drüse oder auf verschiedene Drüsen verteilt zu unterscheiden. Man trennt seröse und mucipare Drüsen und Mischformen zwischen beiden, wobei dieselbe Drüse bei verschiedenen Formen verschiedenen Aufbau besitzen kann. Eine verwandte Differenzierung trafen wir bereits bei den Sauropsiden.

Die Gruppierung der Drüsen ist die gleiche geblieben wie bei den niederen Formen. Nach außen von den Kieferrändern liegen Glandulae labiales superiores und inferiores, dazu kommen Gl. buccales (molares) und Parotis. Größere Ausbildungen von Buccaldrüsen führen bei bestimmten Formen zur Bildung einer Glandula orbitalis (infraorbitalis). Munddachdrüsen werden durch Glandulae palatinae namentlich am weichen, spärlich am harten Gaumen vertreten. Zu den Drüsen des Mundbodens gehören Glandulae linguales (s. o.) und die sublinguale Gruppe (vergl. Ranvier und Zumstein), welche aus der Glandula submaxillaris und der aus meist einer großen und einer Reihe kleinerer Drüsen sich aufbauenden Gl. sublingualis besteht. Die große Sublingualdrüse wird als Glandula retrolingualis (Ranvier) bezeichnet. Ihr Ausführgang ist der Ductus Bartholini (D. sublingualis major), die Ausführungsgänge der kleinen Sublingualdrüsen (Gl. alveolo-linguales) sind die Ductus Rivini (D. subl. minores).

In der Entwickelung[1]) gehen die drei großen Speicheldrüsen den kleinen voran, ein Umstand, der ausschließlich auf den Umfang der Organe zu beziehen ist. Am frühesten zeigt sich die Anlage der Gl. submaxillaris (Schwein 21 mm [Chievitz], 14-tägiger Embryo vom Kaninchen [Kölliker, Entwickelungsgeschichte], 6-wöchentlicher

1) Vor allem nach J. H. Chievitz, einzelnes nach P. Reichel und A. Kölliker, W. His, J. Aug. Hammar.

Embryo vom Mensch [CHIEVITZ]). Ihr folgt die Gl. sublingualis (die Drüse des Ductus Bartholini) und annähernd gleichzeitig die Parotis (Schwein 22 mm, 8-wöchentlicher Embryo vom Mensch). Anders lauten die Angaben HAMMAR's für den menschlichen Embryo. Nach ihm beginnt die Entwickelung der Parotis am Ende des ersten Monats, die der Submaxillaris in der 6., der Sublingualis in der 9. Woche.

Die Anlage der Submaxillaris bildet eine leistenartige, in das Bindegewebe einspringende Verdickung des Epithels, zur Seite der Zungenwurzel, ein Stück hinter dem Frenulum linguae, also entfernt von dem späteren Ort der Mündung. Von dem „Epithelkamm" wächst in aboraler Richtung nach dem Ort des späteren Drüsen-

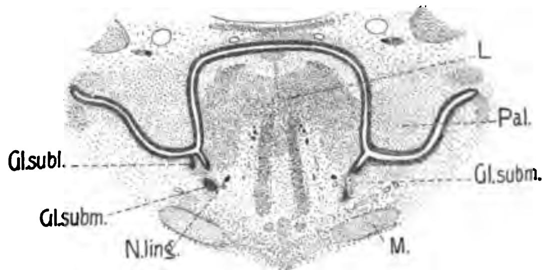


Fig. 49. Mus musculus. Aelterer Embryo. Querschnitt durch die Mundhöhle in der Gegend der Anlagen der Gl. submax. und Gl. sublinguales. Die Schnittrichtung ist etwas schief, so daß die linke Seite des Schnittes etwas hinter das Niveau der rechten fällt. *Gl. subm.* Gl. submaxillaris. *Gl. subl.* Anlage des Gl. sublingualis (retrolingualis). *L.* Zunge. *Pal.* Gaumenanlage. *M.* Unterkieferknorpel. *N. ling.* Nervus lingualis.

körpers ein solider Sproß aus. Auf der Außenseite der Submaxillarisanlage erhebt sich eine weitere Epithelleiste, die von einem Epithelsproß fortgesetzt wird, die Anlage der Sublingualis (Schwein). In anderen Fällen (Maus 9 mm) entsteht die Drüse aus einer von der Submaxillaris unabhängigen Anlage, diese hinter der ersteren (CHIEVITZ und REICHEL, Fig. 49 *G. subl.*). Die Submaxillaris- und Sublingualisanlage dringt unmittelbar hinter dem Nervus lingualis in die Tiefe, der, von außen nach innen laufend, im Bogen unter dem Mundboden zur Unterseite der Zunge zieht. Weiterhin verlagert sich die Verbindung der Drüsenanlage mit dem Epithel nach vorn zu und nähert sich immer mehr dem bleibenden Ort vor der Zunge. Die Folge dieser Verschiebung ist, daß die Anlage beider Drüsen nun über den N. lingualis fortzieht, ihn kreuzt. Die freien Enden der Anlagen beider Drüsen beginnen Seitensprosse zu treiben, sich immer reichlicher zu verzweigen und damit den Drüsenkörper zu bilden. Reichliches Bindegewebe umhüllt dieses Verzweigungsgebiet und okkupiert gewissermaßen den Raum, den die Drüse einnehmen soll (Beginn der Verzweigung der Submaxillaris beim Schweinembryo von 2,8 cm, der Sublingualis von 3 cm). Die anfangs soliden Anlagen höhlen sich allmählich an dem Ausführungsgang gegen die Peripherie fortschreitend aus und münden (bei einem 5 cm langen Embryo vom Schwein) endlich frei dicht nebeneinander an einer später zu einer Caruncula sublingualis sich erhebenden Stelle neben dem Frenulum linguae. In diesem Stadium sind auch die kleinen Glandulae sublinguales (*Gl.* alveolo-linguales) als eine Reihe anfänglich solider Epithelzapfen aboral von den Mündungen der beiden größeren Drüsen aufgetreten (Mensch 10. Woche) (Fig. 50).

Die Glandula submaxillaris und sublingualis (major, retrolingualis) sind also die vordersten Einzeldrüsen einer sublingualen Drüsengruppe, die im allgemeinen den Sublingualdrüsen der Sauropsiden entspricht, während im einzelnen die bei den Säugern zu unterscheidenden Teile nicht auf bestimmte Sauropsidendrüsen zu beziehen sind.

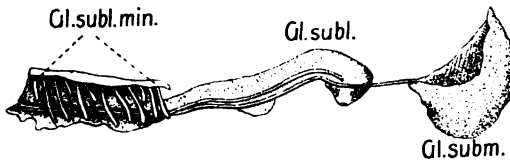


Fig. 50. Schwein. Embryo 5 cm. Darstellung submaxillarer und sublingualer Drüsen von der lateralen Seite nach J. H. CHIEVITZ. Bez. s. Erkl. zu Fig. 49. *Gl. subl. min.* Glandulae sublinguales minores (Gl. alveolo-linguales).

Seitlich von der Zunge bildet die Sublingualdrüsengruppe einen in die Mundhöhle vorspringenden Wulst (Plica sublingualis), an der Stelle einer schon vor ihrem Auftreten bestehenden leistenartigen Erhebung der Schleimhaut, welche W. HIS beim menschlichen Embryo schildert und abbildet. Auf dem Drüsenwulst beschreibt GEGENBAUR bei älteren menschlichen Föten und beim Neugeborenen eine mit zackigen Fortsätzen besetzte Falte, die nach vorn oft in die Caruncula sublingualis ausläuft. Sie schwindet bis auf letztere im Kindesalter.

Die Parotis entsteht als solider Sproß in dem Winkel, in welchem Munddach und Mundboden anfänglich zusammenstoßen, dicht hinter der Lippenkommissur (Mensch 8. Woche; Schweinembryo von 22 mm). Mit der Ausbildung einer vertikal gestellten Wangenpartie kommt die Anlage am oberen Wangenkieferwinkel zu liegen. Die Entwickelung der Drüse (Verästelung und Kanalisation) erfolgt etwa synchron mit der der Gl. sublingualis. Eine andere Darstellung giebt J. AUG. HAMMAR (1901). Die Parotisanlage bildet sich nach ihm bereits in der 4. Woche des embryonalen Lebens als eine rinnenförmige Ausbuchtung, die sich dann zu einem Kanal abschließt und nur vorn mit der Mundhöhle in Kommunikation bleibt. Beim menschlichen Embryo von 10 Wochen besteht die Drüse schon aus einem langen, bereits kanalisierten Gang, der, über den Masseter laufend, die Gegend hinter den Unterkiefern erreicht und hier, umhüllt von verdichtetem embryonalen Bindegewebe, ihre noch solide Verzweigung beginnt. Ein kleiner Seitensproß auf dem Masseter bildet die Anlage einer Parotis accessoria. Beim 12-wöchentlichen menschlichen Embryo hat die Drüse im wesentlichen ihre bleibende Gestalt und Ausdehnung. Die letzten Verzweigungen besitzen aber noch kein Lumen.

Eine eigentümliche, der Aufklärung bedürftige Abzweigung des Ductus Stenonianus beschrieb CHIEVITZ bei einem 12-wöchentlichen menschlichen Embryo. Der Seitenast des Ganges lief an der Innenseite des Masseter bis in die Gegend des Musculus pterygoideus internus. Auch ein 10-wöchentlicher Embryo zeigte eine Spur eines entsprechenden Kanals.

Die Glandulae labiales und buccales entstehen (beim Menschen nach KÖLLIKER im 4. Monat) als zapfenförmige Epitheleinsenkungen nach außen von den Zahnanlagen, derart, daß die Lippendrüsen je von einer Reihe Buccaldrüsenanlagen fortgesetzt werden (P. REICHEL). Lippen- und Wangendrüsen gehören also eng zu-

sammen. Sie entsprechen zweifelsohne den Mundranddrüsen der Gymnophionen und Reptilien und sind wie diese zu beurteilen (s. o.). Nach dem Ort ihres Auftretens würde man die Glandula parotis mit Bestimmtheit als eine obere Buccaldrüse bezeichnen. Die Art ihrer Innervation erweckt aber noch Bedenken, die erst eine erneute Untersuchung beseitigen kann (s. E. GAUPP),

Die Gl. palatinae und lingualis (s. o.) treten nach KÖLLIKER beim Menschen im 4. Monat des Embryonallebens auf.

Mit ein paar Worten haben wir noch auf die histogenetische Entwickelung der Drüsen einzugehen (CHIEVITZ). Sie findet ihren Abschluß erst nach der Geburt; beim 5-monatlichen Kinde ist sie noch nicht vollendet. Die volle Bedeutung der Drüsen tritt ja auch erst mit dem Beginne der Aufnahme fester Nahrung ein. Die Parotis ist beim 22-wöchentlichen menschlichen Embryo durch weitere Ausbildung intercellulärer Lücken ganz kanalisiert, die größeren Gänge besitzen ein Epithel mit 2 Kernreihen, die folgenden Kanalstrecken ein kubisches Epithel mit einfacher Kernreihe, die Alveolen endlich hohes Epithel. Nach der Geburt vollzieht sich eine weitere Differenzierung der Gangsysteme. Aus den Gangstrecken mit einreihigem kubischen Epithel gehen die Schaltstücke hervor, während die Speichelröhren sich aus Teilen der zweireihigen Kanalstrecken bilden. Das gleiche gilt für die Submaxillaris.

Das Auftreten von Sekret in den Drüsenzellen wird vorbereitet durch eine Minderung der Färbbarkeit des Zellleibes (C. FALCONE).

In den schleimbereitenden Drüsen beginnt die Mucinbildung erst nach Auftreten des Lumens (in der Glandula sublingualis beim 16-wöchentlichen menschlichen Foetus). Beim $8^1/_2$ Monate alten menschlichen Foetus bestehen die Anlagen der GIANUZZI'schen Halbmonde als Gruppen von dunkleren Zellen, in der Wand der Schläuche, die im übrigen sich aus schleimhäutigen Zellen aufbauen; sie bildet das blinde Ende des Schlauches oder seitliche Vorbuckelungen desselben.

Nach Vollendung der Kanalisation der Drüsen erfolgt das weitere Wachstum, das zu einer Vergrößerung der ganzen Drüse und zur engen Aneinanderlegung der anfänglich durch reichliches Bindegewebe getrennten Schläuche führt, nicht mehr, wie anfangs, durch Bildung solider Sprossen, sondern durch Verlängerung und Verdickung der bereits gebildeten Kanalstrecken, auch durch Ausbildung seitlicher Ausbuchtungen der terminalen Abschnitte des Drüsenbaumes.

Anhangsweise seien noch die Talgdrüsen der Mundhöhle des Menschen erwähnt. Talgdrüsen finden sich nicht nur am roten Lippenrande, sondern als häufiges Vorkommnis auch an der Innenseite der Lippe und an den Wangen in ganzer Ausdehnung. Die Talgdrüsen des Vestibulum oris entstehen erst in der Pubertätszeit. (Vergl. die Zusammenstellung von A. OPPEL 1900 und 1901).

Litteratur

über die Entwickelung der Drüsen der Mundhöhle.

Born, G. *Observations anatomiques sur la grande Lamproie. Ann. des sc. nat. Bd. XIII. 1828.*

Born, G., *Ueber die Nasenhöhlen und den Thränennasengang der Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. II. 1876.*

Chievitz, J. H. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Speicheldrüsen. Arch. Anat. 1885.*

Falcone, C. *Contributo alla istogenesi ed alla struttura delle glandole salivari. Monit. Zool. ital. Anno 9.* **1898.**
Fürbringer, P. *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Muskulatur des Kopfskeletts der Cyclostomen. Jenaische Zeitschr. Naturw. Bd. IX.* **1875.**
Gaupp, E. *Anatomische Untersuchungen über die Nervenversorgung der Mund- und Nasenhöhlendrüsen der Wirbeltiere. Morphol. Jahrb. Bd. XIV.* **1888.**
Gegenbaur, C. *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Bd. II. Leipzig* **1901.**
Giacomini, E. *Sulle glandule salivari degli uccelli. Ricerche anatomo-embrologiche. Monit. Zool. ital. Anno 1.* **1890.**
Hammar, J. Aug. *Notiz über die Entwickelung der Zunge und der Mundspeicheldrüsen beim Menschen. Anat. Anz. Bd. XIX.* **1901.**
His, W. *Anatomie menschlicher Embryonen A. L. III 10.*
Känsche, C. C. *Beiträge zur Kenntnis der Metamorphose des Ammocoetes branchialis in Petromyzon. Zoolog. Beiträge von A. Schneider. Bd. 2. Heft 3.* **1890.**
Kallius, E. **1901.** *S. Litt. Zunge.*
Leydig, F. *Ueber die Kopfdrüsen einheimischer Ophidier. Arch. mikr. Anat. Bd. IX.* **1873.**
Martin, H. *Recherches sur le développement de l'appareil venimeux de la Vipera aspis. C. R. de l'Assoc. des Anatomistes. 1. sess. Paris 1899. Bibliogr. anat. Suppl.* **1899.**
Oppel, A. *Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. Jena* **1900.**
— *Verdauungsapparate. In: Ergebnisse Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. X.* **1900.**
Ranvier, L. *Étude anatomique des glandes connues sous le nom de sousmaxillaire et sublinguale, chez les mammifères. Arch. Physiol. Par. Ann. 18.* **1886.**
Reichel, P. *Beitrag zur Morphologie der Mundhöhlendrüsen der Wirbeltiere. Morphol. Jahrb. Bd. VIII.* **1883.**
Sarasin, P. u. F. *Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon. Bd. II. Wiesbaden* **1890.**
Schneider, A. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. Berlin* **1879.**
Wiedersheim, R. *Die Kopfdrüsen der geschwänzten Amphibien und die Glandula intermaxillaris der Anuren. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XXVII.* **1876.**
Wilder, H. H. *A contribution to the anatomy of Siren lacertina. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere. Bd. IV.* **1891.**
Zumstein, J. J. *Ueber die Unterkieferdrüsen einiger Säuger. Habilitationsschrift der medizinischen Fakultät in Marburg. Marburg* **1891.**

c) Lymphatische Apparate der Mundhöhle und des Pharynx samt Bursa pharyngea.

Im Anschluß an die Drüsen der Mundhöhle besprechen wir die Entstehung der lymphatischen Organe der Mundhöhle. Dabei werden uns naturgemäß vor allem die größeren Einrichtungen dieser Art, die bei den höheren Formen als Tonsillen bezeichnet werden, beschäftigen.

Den Fischen scheinen lymphatische Organe in oder dicht unter der Schleimhaut der Mundhöhle zu fehlen. Bei den Amphibien sind aus Lymphzellen bestehende Verdickungen bekannt geworden, so bei Proteus (A. Oppel), Salamandra maculosa und Rana temporaria (M .Holl) und zwar sowohl am Dach wie am Boden der Mundhöhle. Der Bereich des Rachendaches hinter der Choane wird bei Sauropsiden ein bevorzugter Sitz adenoiden Gewebes, dessen Anhäufung als Rachentonsille zu bezeichnen ist. Bei vielen Reptilien wird das Bestehen einer solchen noch in Abrede gestellt, gefunden wurde sie bei Lacerta (M. Holl) und als stark entwickelte, durch Lymphzellen infiltrierte Falten beim Krokodil, zu beiden Seiten der gemeinsamen Mündung der Tube (G. Killian). Auch bei Vögeln ist vielfach die Umgebung des Infundibulum tubarum und vor allem die Wand des letzteren selbst lymphatisch infiltriert und beherbergt oft Follikel (G. Killian). Alle diese Bildungen lassen sich an Wichtigkeit nicht mit den lymphatischen Organen der Säugetiere vergleichen. Abgesehen von

Follikeln, wie sie am Gaumen, auf der Zunge sich finden, bestehen größere lymphatische Anhäufungen am Boden der Mundhöhle, am Zungengrund als Tonsilla lingualis, zum Teil in Form von Balgdrüsen oder einfacher Einlagerung von Follikeln in die Schleimhaut; das Gebiet dieser Zungenmandel kann sich nach oben in den Bereich zwischen den Gaumenbogen ausdehnen. Durch scharfe Abrenzung, als einheitliches Organ, zeichnet sich die Gaumenmandel (Tonsilla palatina) aus, der Unterfläche des weichen Gaumens oder dem Beginn des Arcus palatopharyngeus angelagert, oft in einer Art Tasche von Schleimhautfalten umschlossen. Sie ist ungemein verschieden ausgebildet als einfache, mit Noduli besetzte Platte, meist vergrößert sich die Oberfläche durch Einkerbungen oder Einsenkungen, die sich verästeln können und zur Bildung eines komplizierten Hohlraumsystems führen. In einigen Fällen (Muriden) wird die Tonsille vermißt. Nach C. GEGENBAUR (Vergl. Anat.) hat die Tonsille eingreifende Bedeutung auf die Gestaltung des weichen Gaumens. Die gleiche Lagerung wie die Rachentonsille der Sauropsiden nimmt die Tonsilla pharyngea der Säuger ein. Sie liegt am Dach wie am Beginn der Hinter- und Seitenwand des Pharynx. Es handelt sich um eine lymphatische Infiltration der Schleimhaut meist mit Einlagerung von Follikeln oder nur einer solchen. Ihr äußeres Verhalten ist ungemein verschieden, Verdickungen der Schleimhaut mit glatter oder höckeriger Oberfläche, beetartige Erhebungen, Faltungen der Schleimhaut in einfachster und kompliziertester Ausbildung beherbergt das lymphatische Gewebe. Vielen Tieren fehlt die Rachentonsille gänzlich (F. TH. SCHMIDT und vor allem G. KILLIAN). Es sei endlich erwähnt, daß auch von einer Tubentonsille gesprochen wird (J. GERLACH). Es handelt sich in den lymphatischen Organen um Brutstätten von Leukocyten, von denen wenigstens ein großer Teil, wie PH. STÖHR (1884) zeigte, das Epithel durchwandert und in das Innere der Mundhöhle und des Pharynx gelangt. (Litterat. s. G. BICKEL, A. OPPEL und G. GRADENIGO.)

Genauere Angaben über die Entwickelung der tonsillenartigen Bildungen bei Amphibien und Sauropsiden fehlen bisher; nur bei G. KILLIAN findet sich die Angabe, daß bei älteren (25 cm langen) Krokodilembryonen bereits die Schleimhautfalten der Rachentonsille, aber noch nicht die lymphatische Infiltration derselben besteht. Ausführliche Darstellungen bestehen dagegen für die Säugetiere. Wir werden hier nur die größeren, als Tonsillen bezeichneten Komplexe lymphatischen Gewebes zu berücksichtigen haben, da die Bildung der Follikel selbst innerhalb und außerhalb der Tonsillen gleichartig erfolgt. Wir beginnen mit der Tonsilla lingualis, und zwar speciell mit den Balgdrüsen der Zungenwurzel. Nach PH. STÖHR sind die Räume der Balgdrüsen nichts anderes als weite Ausführwege von Schleimdrüsen, die beim Menschen im vierten Fötalmonat auftreten. Erst nach vollkommener Ausbildung der Drüsen (im achten Fötalmonat) kommt es in der Umgebung des Ausführungsganges in dem bereits fibrillär differenzierten Bindegewebe zur Einlagerung von Rundzellen, die aus dem Blut stammen und die Wandung kleiner Venen passieren (Fig. 51). Es entsteht dadurch eine diffuse Infiltration (L), in der sich die Lymphocyten auch durch Teilung vermehren. Das Bindegewebe nimmt damit retikulären Charakter an. Später kommt es zur Sonderung deutlicher Follikel; aber selbst beim 5-jährigen Kinde sind nach F. TH. SCHMIDT noch nicht in allen Balgdrüsen deutliche Follikel zu finden.

Erheblich früher als die Balgdrüsen der Zunge tritt die Tonsilla palatina auf. Bereits Anfang des dritten Monats ist sie beim menschlichen Foetus nachweisbar. Die Gestalt der Anlage ist entsprechend der mannigfachen Gestaltung des fertigen Organs sehr verschieden. In der Mehrzahl der Fälle handelt es sich jederseits um eine taschenartige Schleimhauteinsenkung, die an der Seitenwand des Isthmus faucium, auch mehr oder weniger weit auf die lateralen Teile des Velum palatinum selbst übergreifend, ihre Lage hat. Die Tonsillentasche kann sehr seicht sein, während einer ihrer Ränder sich stark vorwulstet, so daß die Anlage sich mehr wie eine faltenartige Erhebung darstellt (Hund). In manchen Fällen bleibt der Grund der Tonsillentasche einfach (Nager, z. B. Kaninchen), in anderen entsendet er sekundäre, fingerartige Ausbuchtungen (z. B. Mensch), (Fig. 52). Eine Gruppe einzelner, nebeneinander gestellter Einbuchtungen, die nicht von einem gemeinsamen Vorraum aufgenommen werden, bildet die Tonsillenanlage bei Pferd und Schwein. (Ueber die verschiedenen Formen der Anlage s. Ed. Retterer 1888.)

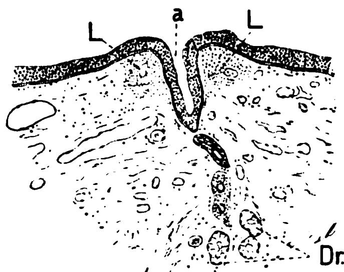


Fig. 51. Menschlicher Foetus, 8 Monate. Schnitt durch die Anlage einer Balgdrüse des Zungengrundes nach Ph. Stöhr. *a* Ausführungsgang einer Schleimdrüse (*Dr*), *L* Beginn lymphatischer Infiltration in der Umgebung des Ausführungsganges.



Fig. 52. Menschl. Foetus aus dem 5. Monat. Schnitt durch die Mitte der Tonsillenanlage nach Ph. Stöhr. *L* lymphatische Infiltration, *b* solide Sprossen der Tonsillentasche, b^1 Beginn der Lumenbildung in einem Seitensproß unter Bildung einer Hornkugel, *c* Tonsillentasche.

In der Umgebung der Tonsillartasche und ihrer Ausbuchtungen kommt es dann zu einer erst diffusen, später Follikel enthaltenden Infiltration mit Rundzellen, die die Tonsillen zu einem kompakten Organ sich entwickeln lassen. Dabei kann die ursprüngliche Taschenform durch die mächtige Wulstung ihres Bodens unkenntlich werden.

Am genauesten sind wir über die Entwickelung der menschlichen Tonsille durch Ph. Stöhr (91) unterrichtet. Anfang des 4. Monats besitzt die Tonsillarspalte bereits eine Anzahl verschieden tief in die Nachbarschaft eindringender hohler Nebenspalten (Fig. 52). Von ihrer epithelialen Wand gehen solide Sprossen aus, die zum Teil Anlagen kleiner Schleimdrüsen bilden, zum Teil Anlagen weiterer Nebenspalten darstellen (*b*). Der epitheliale Teil der Anlage ist durch eine Basalmembran gegen das Bindegewebe scharf abgegrenzt. Im letzteren be-

ginnt bereits die Lymphzelleninfiltration. Das Hohlraumsystem der Anlage dehnt sich fortgesetzt weiter aus, und auch in den anfänglich soliden Epithelsprossen kommt es zur Ausbildung eines Lumens (5. Monat); in den terminalen Abschnitten der Sprossung spielen dabei Degenerations- und Verhornungsprozesse eine Rolle, die zur Bildung von Hornkugeln im Inneren der Sprosse führen (*b*[1]) die später nach Herstellung des Lumens entfernt werden. Schon beginnt die Durchwanderung von Leukocyten durch das Epithel. Das an Masse zunehmende adenoide Gewebe außerhalb des Spaltsystems ist im 7. Monat noch ganz diffus verteilt. Erst im 8. Monat beginnt es an einzelnen Stellen eine dichtere Anordnung zu zeigen als im übrigen, aber erst nach der Geburt (3-monatliches Kind) liegen gut entwickelte Follikel (Sekundärknötchen) vor. Noch längere Zeit spielen sich an den Randteilen des Organs Entwickelungsvorgänge ab, die weitere Seitenspalten entstehen lassen.

Eine völlig abweichende Vorstellung von der Entstehung des adenoiden Gewebes vertritt Ed. Retterer. Nach ihm entstammen die Rundzellen dem epithelialen Teil der Anlage (1888). Neuerdings leitet er auch das retikuläre Gewebe aus der gleichen Quelle ab (1897). Die soliden Seitensprossen der Mandelanlage bilden demnach die Anlage der Follikel selbst und lösen sich von ihrem epithelialen Mutterboden ab. Die Angaben Retterer's sind nach den Darlegungen vor allem Ph. Stöhr's, dann J. Kollmann's, G. L. Gulland's nicht mehr haltbar.

Nach W. His entspricht die Tonsillenanlage einem Teil der Furche zwischen dem 2. und 3. Schlundbogen, die Stelle des ersteren nimmt der Arcus palato-glossus ein. (Ueber die Umrandung der Tonsillenanlage des Menschen vgl. J. Killian 1898.)

Auch über die Entstehung der Tonsilla pharyngea sind wir beim Menschen am besten unterrichtet (G. Killian, F. Ganghofner, Schwabach). Unsere Darstellung schließt sich vor allem an G. Killian an. Das Gebiet der späteren Pharynxtonsille besitzt im mittleren Drittel der Fötalzeit, wie auch Ganghofner zeigte, feine Faltungen der Schleimhaut, die im 6. Fötalmonat der Sitz einer diffusen Infiltration von Lymphzellen werden und dadurch stark an Mächtigkeit zunehmen. Dies betrifft erst die hinteren 3 Viertel des Pharynxdaches und dehnt sich im 7.—8. Monat auf die oberen Teile der Hinter- und Seitenwand des Cavum pharyngo-nasale aus. Damit kommt auch die inkonstante Bursa pharyngea (s. u.) in den Bereich der Tonsillenbildung (Fig. 53 *T.ph.*). Gegen Ende der Embryonalzeit werden die Falten infolge weiterer Vermehrung des adenoiden Ge-

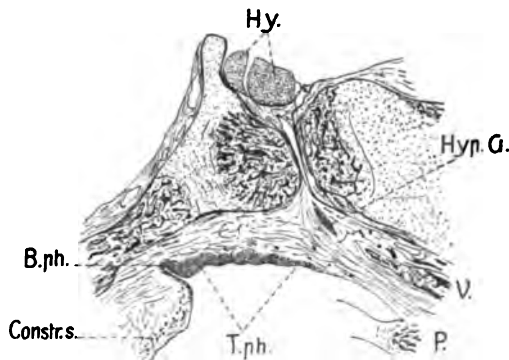


Fig. 53. Menschlicher Foetus aus der 28. Woche. Medianer Längsschnitt durch den obersten Teil des Pharynx und die Schädelbasis. Nach G. Killian. *B.ph.* Bursa pharyngea. *T.ph.* Anlage der Tonsilla pharyngis. *Hyp.G.* Hypophysengang (Rest). *Hy.* Hypophysis. *V.* Vomer. *P.* Gaumen. *Constr.s.* Constrictor pharyngis superior.

webes zu mächtigen Wülsten, die meist nach dem Ort der Bursa pharyngea, d. h. nach dem Winkel zwischen Dach und Hinterwand des Pharynx konvergieren. In manchen Fällen kommt es jetzt schon zur Herausbildung von Follikeln (Sekundärknötchen), die in anderen Fällen in den beiden ersten Jahren nach der Geburt deutlich werden (Ganghofner). Nach J. Schaffer entstehen die Follikel in der Umgebung der Ausführgänge der Schleimdrüsen. Die Wucherung des lymphatischen Gewebes kann sogar mit einer Zerstörung der umschlossenen Drüsen verbunden sein. In den ersten Zeiten des postembryonalen Lebens erfährt das Wachstum der Rachentonsille eine erhebliche Steigerung. In den Jahren nach der Pubertät tritt eine normale Rückbildung ein, die eine Glättung der Schleimhaut des Nasenrachenraumes zur Folge hat, ohne daß das adenoide Gewebe gänzlich schwindet.

Wir schließen hier die Besprechung der Bursa pharyngea des Menschen an, die in den Bereich der Rachentonsille fällt. Unter diesem Namen verstehen wir eine kleine, in ihrem Vorkommen sehr inkonstante Ausbuchtung der Parynxwand an der Grenze des Daches und der Hinterwand, deren Bestand auf die Embryonalzeit beschränkt ist (Fig. 53 *B.ph.*). Bei Säugetieren fand sich eine entsprechende Bildung nur bei Arctomys marmota, einer Form, die übrigens einer Rachentonsille entbehrt. Andere direkt über dem Arcus palatopharyngeus gelegenen Aussackungen der hinteren Pharynxwand, die auch als Pharynxtaschen bezeichnet wurden, haben mit der uns jetzt beschäftigenden Bildung nichts zu thun (G. Killian).

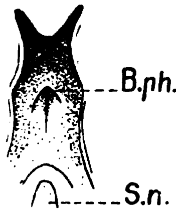


Fig. 54. Menschlicher Embryo von 19 cm Länge. Hinterwand des Cavum pharyngo-nasale mit Bursa pharyngea (*B.ph.*). *S.n.* Septum narium. Nach G. Killian.

Die Bursa pharyngea wurde bereits in der 11. Woche des Fötallebens von A. Froriep entwickelt angetroffen, über ihre erste Entstehung ist noch nichts bekannt. Sie bildet hier ein kleines Divertikel der Pharynxwand, das über dem oberen Rand des Constrictor pharyngis superior gegen den Spheno-occipitalknorpel vorragt[1]). Wie G. Killian, dem wir uns im folgenden anschließen, zeigte, ist die Bursa pharyngea durchaus keine regelmäßige Erscheinung. Sie fehlt in einer großen Reihe von Fällen gänzlich, in anderen findet sich nur ein kleiner Recessus an ihre Stelle; von hier führen alle erdenklichen Uebergänge bis zu einer wohlausgebildeten Bursa, die bis in die Fibro-cartilago basilaris an der Unterfläche der Schädels vordringen kann. Ihre Länge betrug in maximo 2,3 mm. Fast regelmäßig führt eine mediane Furche am Rachendach zum Eingang der Bursa oder dem ihres Rudiments, das nach hinten durch 2 im Winkel gestellten Falten begrenzt wird (s. Fig. 54). Die Bursa hat nichts zu thun mit dem Hypophysengang, wie es Luschka annahm. (Das zeigten außer Killian Suchannek, Dursy, Froriep und Schwabach.) Ebenso fremd ist sie der Seessel'schen Tasche (s. p. 20) und Selenka's Gaumentasche (s. p 20). Wie G. Killian nachweist, ist sie jedenfalls eine von der Nachbarschaft durchaus unabhängige Bildung, nicht, wie andere annahmen, ein Produkt derselben. Ueber ihre wahre

1) Weitere Angaben über die Bursa pharyngea finden sich bei H. v. Luschka, E. Durry, F. Ganghofner.

Bedeutung ist vorläufig noch nichts auszusagen. Erst lange nach dem Auftreten der Bursa kommt es zur Ausbildung der Rachentonsille, die auch zur Infiltration der Bursawand führt. Die erhebliche zeitliche Differenz im Auftreten, ferner der Umstand, daß eine Bursa bei Arctomys ohne Rachentonsille besteht, lehrt, daß sie auch nicht, wie SCHWABACH meinte, eine zu letzterer gehörige Einsenkung darstellt.

Litteratur

über die Tonsillen und die Bursa pharyngea.

Bickel, G. *Ueber die Ausdehnung und den Zusammenhang des lymphatischen Gewebes in der Rachengegend. Arch. pathol. Anat. Bd. XCVII. 1884.*

Dursy, E. *Zur Entwickelung des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbeltiere. Tübingen 1869.*

Froriep, A. *Kopfteil der Chorda dorsalis bei menschlichen Embryonen. In: Beiträge zur Anatomie und Embryologie. Als Festgabe Jacob Henle dargebracht von seinen Schülern. Bonn 1882.*

Ganghofner, F. *Ueber die Tonsilla und Bursa pharyngea. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien. math-nat. Kl. Bd. LXXVIII. Abt. 3. Jahrg. 1878. Wien 1879.*

Gradenigo, G. *Die Hypertrophie der Rachentonsille. Eine Monographie. In: Klinische Vorträge aus dem Gebiete der Otologie und Pharyngo-Rhinologie. Bd. IV. Heft 4. Jena 1901.*

Lovell Gulland, G. *The development of adenoid tissue with special reference to the tonsils and thymus. Rep. Laboratory of the R. College of Physicians Edinburgh. Vol. III. 1891.*

His, W. *Menschliche Embryonen.*

Holl, M. *Ueber das Epithel in der Mundhöhle von Salamandra maculata. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien. math.-nat. Kl. Bd. XLII. Abt. 3. 1885.*

— *Zur Anatomie der Mundhöhle von Rana temporaria. Ibidem. Bd. XCV. 1887.*

— *Zur Anatomie der Mundhöhle von Lacerta agilis. Ibidem. 1887.*

Killian, G. *Ueber die Bursa und Tonsilla pharyngea. Eine entwickelungsgeschichtliche und vergleichend-anatomische Studie. Morphol. Jahrb. Bd. XIV. 1888.*

Killian, J. *Entwickelungsgeschichtliche, anatomische und klinische Untersuchungen über Mandelbucht und Gaumenmandel. Arch. f. Laryngol. u. Rhinol. Bd. VII. 1898.*

Kollmann, J. *Die Entwickelung der Lymphknötchen in dem Blinddarm und in dem Processus vermiformis. Die Entwickelung der Tonsillen und die Entwickelung der Milz. Arch. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1900.*

v. Luschka, H. *Der Schlundkopf des Menschen. Tübingen 1868.*

— *Das adenoide Gewebe der Pars nasalis des menschlichen Schlundkopfes.*

Oppel, A. *Beiträge zur Anatomie des Proteus anguineus. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXIV. 1889.*

— *S. Litt. zu vorhergeh. Abschnitt.*

Retterer, Ed. *Évolution et constitution des amygdales chez l'homme. C. R. Soc. biol. Par. Sér. 8. T. III. 1886.*

— *Origine et évolution des amygdales chez les Mammifères. Journ. de l'anat. et phys. Par. XXXIV. Année. 1888.*

— *Sur la part que prend l'épithélium à la formation de la bourse de Fabricius, des amygdales et des plaques de Peyer. Ibidem. XXIX. Ann. 1893.*

— *Sur l'origine des follicules clos du tube digestif. Anat. Anz. Ergänzungheft z. Bd. X. 1895. Verh. Anat. Ges. auf d. 9. Vers. in Basel 1895.*

— *Histogenèse du tissu réticulé aux dépens de l'épithélium. Anat. Anz. Ergänzungsheft zu Bd. XII. 1897. Verh. Anat. Ges. auf d. 11. Vers. in Gent.*

Schaffer, J. *Beiträge zur Histologie menschlicher Organe. IV. Zunge. V. Mundhöhle-Schlundkopf. VI. Oesophagus. VII. Cardia. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. Bd. CVI. Abt. 3. 1897.*

Schmidt, F. Th. *Das follikuläre Drüsengewebe der Schleimhaut der Mundhöhle und des Schlundes bei dem Menschen und den Säugetieren. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XIII. 1863.*

Schwabach. *Ueber die Bursa pharyngea. Arch. mikrosk. Anat. Bd. XXIX. 1887.*

— *Ueber die Entwickelung der Rachentonsille. Ibidem. Bd. XXXII. 1888.*

Stöhr, Ph. *Ueber Mandeln und Balgdrüsen. Arch. pathol. Anat. Bd. XCVII. 1884.*

— *Ueber die Mandeln und deren Entwickelung. Korrespondenzblatt f. Schweizer Aerzte. Jahrg. XX. 1890.*

— *Die Entwickelung des adenoïden Gewebes der Zungenbälge und der Mandeln des*

Menschen. Festschrift z. Feier d. 50-j. Doktorjubiläums der Herren Prof. Dr. Karl Wilhelm von Nägeli in München und Geheimrat Prof. Dr. Albert v. Kölliker in Würzburg. **1891.**

Stöhr, Ph., *Ueber die Mandeln und deren Entwickelung. Die Entwickelung des adenoïden Gewebes, der Zungenbälge und der Mandeln des Menschen. Anat. Anz. Bd. VI.* **1891.**

Suchannek. *Ein Fall von Persistenz des Hypophysenganges. Anat. Anz. Bd. XVI.* **1887.**

— *Beiträge zur normalen und pathologischen Anatomie des Rachengewölbes. In: Ziegler u. Nauwerck, Beitr. z. pathol. Anat. Bd. III.* **1888.**

d) Hornbildungen der Mundhöhle.

Die Mundhöhlenschleimhaut ist vielfach der Sitz intensiver Verhornung und besonderer Hornorgane, die zur Bewältigung der Nahrung dienen. Hierher gehören die Hornzähne der Cyclostomen und Anurenlarven, die verhornten Papillen und Hornplatten der Zunge (s. o.), das Hornblättchen unter der Zungenspitze der Vögel, der Hornbelag der Unterzunge, der Hornschnabel bei Cheloniern und Vögeln, der Hornbelag der Mundränder der Monotremen, der Kieferränder einzelner Odontoceten (Ziphiinen), endlich die weit verbreiteten Hornbildungen am Gaumen der Säugetiere.

Eine besondere Besprechung erfordern zunächst die Hornzähne. Bei den Cyclostomen treten sie uns in zwei Zuständen entgegen, einem einfacheren bei den Petromyzonten, einem komplizierten bei den Myxinoiden. In beiden Ordnungen trägt die Zunge einen Zahnbesatz, die Myxinoiden besitzen außerdem einen Gaumenzahn, die Petromyzonten eine reiche Zahnbewaffnung der Innenfläche des Saugmaules.

In beiden Ordnungen besteht ein Zahn aus einem aus verhornten Zellen sich aufbauenden Hohlkegel, der mit seiner Spitze das Niveau der Nachbarschaft überragt, mit seinem basalen Rand in die Tiefe des Epithels in einer Art Falz eingelassen ist (Fig. 55). Unter ihm dringt bei den Petromyzonten eine Bindegewebspapille in das hier verdickte Epithel ein, welche bei größeren Zähnen Knorpelfortsätze des Mundskeletts beherbergt. Unter dem Gebrauchszahn können noch eine

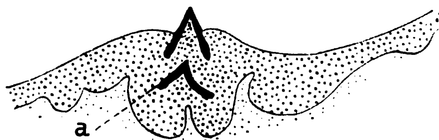


Fig. 55.

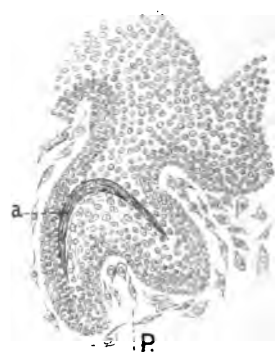


Fig. 56.

Fig. 55. **Petromyzon fluviatilis.** Schnitt durch die Mitte eines Schleimhautzahnes nach M. JACOBY. *a.* Ersatzzahn.

Fig. 56. **Petromyzon planeri** am Ende der Metamorphose. Anlage eines Hornzahnes. Nach J. BEARD. *a.* Junge Hornschicht. *P.* Papille.

oder mehrere Ersatzzahnanlagen im Epithel liegen (Fig. 55*a*). Bei den Myxinoiden senkt sich unter dem Bereich des Hornzahns das Epithel in Form eines mächtigen Zapfens in die Tiefe, dessen Basis eine Bindegewebspapille einschließt. Im Inneren des Zapfens sind die Epithelzellen

eigenartig modifiziert und bilden einen gegen die Epithelzellen der Umgebung scharf abgegrenzten Bezirk (Pokalzellenkegel BEHRENDS'). Vergl. F. E. SCHULZE, J. BEARD, G. BEHRENDS und besonders M. JACOBY.

Ueber die Entwickelung der Hornzähne sind wir nur bei den Petromyzonten unterrichtet (P. BUJOR 1890, C. C. KÄNSCHE 1890, J. BEARD 1889). Daß sie erst bei der Metamorphose des Ammocoetes auftreten, ist bereits erwähnt. Ihre Anlage giebt sich durch eine in das Epithel vordringende Bindegewebspapille zu erkennen. Das Epithel, das die Papille einschließt, kann sich dabei verdicken und mehr oder weniger weit in die Tiefe wuchern (Fig. 56). In den tiefen Schichten des Epithels, in der Umgebung der Papille nach außen von den hohen basalen Elementen, werden dann im Bereich einer schmalen Zone die Zellen platter und verhornen (*a*), der damit gebildete Hornkegel, der junge Zahn, liegt also vorläufig noch in der Tiefe des anfänglich sehr dicken Epithels. Durch das basale Wachstum des Epithels wird er aber immer mehr gehoben und gelangt schließlich nach Beseitigung der ihn überlagernden indifferenten Epithelzellen an die freie Oberfläche. Nur mit seinem basalen Rand bleibt er im Epithel eingeschlossen und empfängt von hier aus (von der sog. Hornrinne, dem Zahnfalz) Zuwachs. Inzwischen hat sich die Bildung eines Hornkegels in den basalen Schichten des die Papille umschließenden Epithels wiederholt (Fig. 55a). Es ist ein Ersatzzahn entstanden, dem bald ein zweiter folgen kann. Zwischen den damit gebildeten Hornzähnen verschiedenen Alters liegen nicht verhornte Epithelzellen. Sie erfahren zwischen Gebrauchs- und erstem Ersatzzahn erhebliche Veränderungen, die sie den sternförmigen Elementen der Schmelzpulpa ähneln lassen. Dies ist die Folge einer Zerrung, welche mit dem Wachstum des Gebrauchszahnes von seinem Rand her in Zusammenhang steht (M. JACOBY). Nach Abnutzung des ersten Gebrauchszahnes rückt der Ersatzzahn an seine Stelle.

Nicht bei allen Zähnen erfolgt ein Wechsel. Bei dem gabelförmigen Zahn an der Zungenspitze von Geotria geht der Ersatz der abgebrauchten Hornschichten durch fortgesetzten, unmittelbaren Nachschub verhornender Elemente an der Innenfläche der von vornherein in Funktion stehenden Hornschicht von statten (G. BEHRENDS).

Ueber die Vorgänge bei der Entwickelung der Hornzähne der Myxinoiden ist noch nichts Genaueres bekannt. Nach J. BEARD (1893) besteht bei Jugendzuständen von Myxine glutinosa eine Bezahnung, die nicht nur in der Verteilung der Zähne, sondern auch im Bau derselben Unterschiede gegenüber dem Verhalten beim erwachsenen Tiere aufweist. Nach BASHFORD DEAN (1899) entstehen die Zähne von Bdellostoma stouti in Einwucherungen des Epithels in das Bindegewebe.

Es ist von J. BEARD versucht worden, nachzuweisen, daß die Cyclostomenzähne von wirklichen Zähnen abzuleiten sind. Nach den Darlegungen G. BEHRENDS' und M. JACOBY's, denen sich BASHFORD DEAN anreiht, ist es sichergestellt, daß sie mit



Fig. 57. Alytes obstetricans. Larve. Querschnitt durch eine Kammplatte mit 2 Zahnreihen. Nach H. KEIFFER.

den Gnathostomenzähnen nichts zu thun haben, sondern Bildungen eigener Art sind.

Eine sehr reiche Ausstattung mit Hornzähnen zeichnet den Mund und seine Nachbarschaft bei den Anurenlarven aus. Nur vereinzelt finden sich den Larvenzähnen ähnliche Bildungen auch bei fertigen Tieren (Pipa dorsigera nach F. E. Schulze [1869])[1].

Hornzähne bilden den mechanisch wichtigsten Teil der Bewehrung der Kieferränder, des sog. Schnabels, sie stehen ferner eingeschlossen in quergestellte Wülste (sog. Kammplatten, Lames pectinées) in langen Reihen am Boden und Dach des vor den Kiefern liegenden Vestibulum oris. Ihre Anordnung ist bei den verschiedenen Arten verschieden und für sie durchaus charakteristisch (van Bambeke 1863, Héron Royer und Ch. van Bambeke 1881, 1889 und M. H. Hinckley 1881).

Betrachten wir zunächst die Kammplatten mit ihren Zähnen. Die ersteren werden durch eine starke Verdickung des Epithels gebildet. In diesen Wülsten liegen, umgeben von indifferenten Epithelzellen, in Form von Säulen übereinander getürmter Zellen die Zähne, die nach diesem Verhalten auch als Stiftzähne bezeichnet wurden (Fig. 57). Nur das oberste Element steht in Funktion und überragt die Oberfläche der Nachbarschaft. Die ausgebildete Zahnzelle besteht aus einer Basis und einem oberen, verjüngten, löffelartig gebogenen Fortsatz, dessen Konkavität nach hinten sieht. Hier trägt die Zelle leistenartige Erhebungen, denen feine Zähne am Rand des Löffels entsprechen. In einfacherem Verhalten läuft der oberste Teil der Zelle, hakenartig gebogen, in 2—4 Zacken aus. Der untere Teil der Zelle ist an der der Epithelbasis zugekehrten Fläche mit einer tief eingreifenden Höhlung versehen. Die ganze Zelle ist vollkommen verhornt, ihr Kern ist geschwunden. Auch die benachbarten oberflächlichen Epithelzellen können der Verhornung verfallen[2].

Die Entwickelung der Zahnzellen ist innerhalb eines Zahnstiftes in allen Einzelheiten zu verfolgen (Fig. 57). Die Stifte gehen bis in die tiefste Lage des Epithels hinunter. Die Zellen an ihrer Basis sind noch indifferente Epithelzellen. In dem Maße, als eine Zelle beim Wachstum des Epithels einem Zahnstift zugewiesen und durch nachrückende Elemente immer mehr emporgeschoben wird, in dem Maße verändert sich ihre Form. Sie wächst rasch heran und nähert sich bei gleichzeitig einsetzender Verhornung immer mehr der Gestalt einer fertigen Zahnzelle, ihr oberer Teil legt sich in die Höhlung der nächstälteren Zelle, während ihre eigene Basis zur Aufnahme des folgenden Elementes sich aushöhlt. Ist die über ihr lagernde Hornzelle verbraucht, so tritt die Zelle fertig gebildet an ihre Stelle. Mit dem Beginn der Metamorphose hört der Nachschub junger Elemente

---

1) Einen Hornbelag der Kieferränder besitzt in Vertretung der Zähne Siren lacertina.

2) Die Litteratur über die Hornzähne und Hornkiefern der Anurenlarve findet sich eingehend besprochen in den Arbeiten von E. Gutzeit und Héron Royer und Ch. van Bambeke (1889). Die ersten guten Darstellungen auf diesem Gebiete stammen von Carl Vogt (1842) und Ch. van Bambeke (1863). Die genaue Kenntnis des Baues und Wachstums der Zähne und Kiefern beruht in erster Linie auf den Untersuchungen F. E. Schulze's (1869 und 1888), ferner auf H. Keiffer (1889) und der im gleichen Jahre erschienenen Arbeit von Héron Royer und Ch. van Bambeke. Die erste Entwickelung des Schnabels und der die Zähne tragenden Wülste schilderte E. Gutzeit (1889), ihr Verhalten bei der Metamorphose J. Liebert (1894).

von der Epithelbasis auf, und damit ist bald die Reserve an Zahnzellen erschöpft (vergl. J. Liebert).

Das erste Auftreten der Stiftzähne schildert E. Gutzeit. Der Boden, dem sie entstammen, das Vestibulum oris, entwickelt sich derart, daß um die den Kieferrändern entsprechende Mundöffnung bei jungen Larven eine wulstförmige Umrahmung auftritt, die bald eine Gliederung in ein oberes und unteres Segment erfährt, die Anlage des Bodens und des Daches des Vestibulums. Dort, wo Kammplatten auftreten sollen, wird das Epithel durch Teilung der basalen Elemente mehrschichtig (Fig. 58). Innerhalb der dadurch bedingten Verdickungen und gleichzeitig mit ihnen entstehen Zellensäulen, die Anlagen der

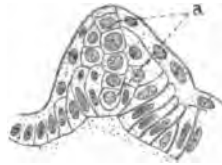


Fig. 58. Rana temporaria. Larve 8 Tage nach dem Ausschlüpfen. Querschnitt durch die Anlage eines Kammwulstes mit der Anlage eines Stiftzahnes. Nach E. Gutzeit. *a* Zahnanlage.

Stiftzähne (*a*). Die oberflächliche, einen Cuticularsaum tragende Zellschicht zieht über das Ganze hinweg. Entsprechend der weiteren Verdickung der Zahnwülste wächst von der Basis aus auch der Zahnstift in die Höhe, die obersten Elemente erfahren die charakteristische Veränderung der Zahnzellen, und nach Beseitigung der oberflächlichen, einen Cuticularsaum tragenden Zelle kommt die erste Zahnzelle zum Vorschein (bei 10,5 mm langen Larven von Rana temporaria).

Im Prinzip gleichartig erfolgt die erste Entwickelung und Ausbildung des die Kieferränder deckenden Hornschnabels (E. Gutzeit) (Fig. 59). Auch hier bilden die Hauptsache dicht aneinander gestellte Stiftzähne, die, in einer Reihe angeordnet, mit ihren freien Enden dem Rand des Kiefers die Gestalt einer Säge verleihen. Die Stiftzähne (*a*) sind wie in den Kammplatten in eine starke Verdickung des Epithels eingelassen. Die Epithelzellen der Nachbarschaft schließen sich aber hier vor und hinter der Zahnreihe unter starker Verhornung der letzteren an und lassen dadurch eine schnabelartige Bildung zu stande kommen. Wie in den Kammplatten kann man auch hier innerhalb eines Stiftzahnes die allmähliche Umbildung der jungen, von der basalen Zellschicht des Epithels abgegebenen Elemente in die charakteristischen Zahn-



Fig. 59. Hyla arborea. 14-tägige Larve. Querschnitt durch die Anlage des Schnabels. Nach E. Gutzeit. *a* Stiftzahn.

zellen verfolgen. Diese haben aber hier die Gestalt von Hohlkegeln, deren Konkavität von der Spitze der nächstjüngeren Zelle eingenommen wird. Das Schwinden der Hornkiefer erfolgt beim Beginn der Metamorphose etwas später als das der Hornzähne der Kammplatten (J. Liebert).

Eine Vergleichung zwischen den Hornzähnen der Cyclostomen und der Anurenlarven läßt ohne weiteres die tiefgreifende Verschiedenheit zwischen beiden Zahnformen erkennen.

Zur Entwickelung eines Hornschnabels kommt es unter Rückbildung der Zähne bei den Cheloniern und Vögeln. Nur für

letztere liegen genauere entwickelungsgeschichtliche Angaben (vor allem Edw. G. Gardiner 1884 vor).

Bei der Entwickelung des Schnabels wird man zu unterscheiden haben zwischen der Ausbildung der äußeren Form desselben und der damit in Zusammenhang stehenden Umbildung der Physiognomie einerseits, der speciellen Entwickelung des Hornbelages und der Ausgestaltung der Mundränder andererseits. Nur die letzteren Vorgänge fallen in den Bereich dieses Kapitels.

Die erste Ausbildung verhornter Zellen erfolgt an der Dorsalseite des Oberschnabels etwas hinter der Spitze, dort, wo die Eischwiele (s. u.) in Erscheinung tritt (Hühnchen, 6. oder 7. Bebrütungstag). Die embryonale Epidermis besteht hier aus einem Stratum mucosum und einer diesem aufgelagerten, von ihm gelieferten Schichtenfolge von großen Elementen. Wenn die aus den basalen Teilen des Epithels aufrückenden Zellen unter Abplattung der Verhornung verfallen (Fig. 60 u. 61), wird die junge Hornschicht (*H.*) naturgemäß von jenen früher gebildeten nicht oder unvollkommen verhornten Elementen überdeckt, und diese bilden damit das sogenannte Epitrichium (*Ep.*) (vgl. Gardiner). Vom Ort des ersten Auftretens breitet sich die Hornbildung nach vorn und hinten und nach den Seitenwänden des Schnabels aus. An der Gaumenfläche kommt es meist erst gegen Schluß des Embryonallebens zur Verhornung, auch hier besteht eine Epitrichialschicht. Auch am Unterschnabel beginnt die Hornbildung von einem in der Nähe der Spitze gelegenen Punkt, um sich von hier aus zu verbreiten. Der Ausgangspunkt des Prozesses kann als Höcker der Eischwiele des Oberschnabels ähnlich, aber ohne die letzterer eigentümlichen großen Elemente (s. u.) hervorragen (Weinland 1857 [Tringa pusilla] und Gardiner, Ente, 1884). Das Wachstum der Hornsubstanz schlägt bald die Richtung nach vorn, resp. nach dem Schnabelrand zu ein und führt zur Ausbildung einer Schnabelspitze und zum Durchbruch derselben durch das Epitrichium, welch letzteres dann kurz vor oder beim Ausschlüpfen des jungen Tieres verloren geht.

Vorher haben sich jedoch sehr bemerkenswerte Vorgänge abgespielt. Bald nach dem Auftreten der ersten Hornsubstanz entsteht an der Außenseite des Ober- und Unterschnabels, allerdings nicht bei allen Formen, eine den Kieferrändern parallele und ihnen benachbarte rinnenförmige Einsenkung des Epithels (Fig. 60—62 *a*). Sie fand sich hier bis jetzt beim Hühnchen und Melopsittacus (Gardiner), bei Struthio camelus (C. Röse 1892), fehlt bei der Ente (Gardiner) und bei

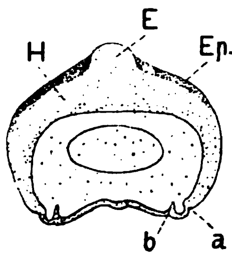


Fig. 60. Hühnchen, am 11. Bebrütungstage. Querschnitt des Oberschnabels in der Gegend des Eischwiele. Nach Edw. Gardiner. *E.* Eischwiele. *Ep.* Epitrichium. *H.* Stratum corneum. *a* als Lippenfurche gedeutete Rinne. *b* rudimentäre Zahnleiste (G. Röse).

Sterna Wilsoni (Röse). Bei Milvus und Buteo soll sie innerhalb der Mundhöhle ihren Weg nehmen (Gardiner). Diese Rinnen wurden zuerst von Gardiner und dann auch mit aller Bestimmtheit von Röse als Rudimente von Lippenfurchen (s. u.) gedeutet. Sie sind nicht zu verwechseln mit den von Gardiner zuerst

genau beschriebenen von RÖSE als Rudimente von Zahnleisten gedeuteten Verdickungen und Einsenkungen des Epithels nach innen von den Schnabelrändern (Fig. 60 *b*). Die Lippenfurche gleicht sich am Unterschnabel bald wieder aus. Am Oberschnabel nimmt sie zuerst in Zusammenhang mit dem Dickenwachstum des Epithels an Tiefe zu; wenn dann das nach vorn gerichtete Wachstum des Epithels einsetzt, werden ihre Begrenzungsflächen aneinander gepreßt und zur Verklebung gebracht, die durch sie bedingte äußerlich sichtbare Abgrenzung im Bereich des Oberschnabels fällt fort. Der Verlauf der ehemaligen

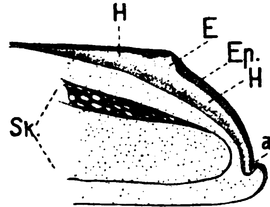


Fig. 61. Hühnchen, 14. Bebrütungstag. Längsschnitt durch den oberen Schnabel. Nach EDW. G. GARDINER. *Sk.* Skelett des Schnabels. Sonst. Bezeichn. s. Erkl. zu Fig. 60.

Rinne markiert sich aber bei manchen Formen (Huhn, Melopsittacus) durch ein Einspringen der Basalfläche des Epithels gegen die Lederhaut, resp. durch eine an letzterer nach Entfernung des Epithels bemerkbare seichte Einsenkung.

Nach dem Vorhergehenden entspricht der Rand des Schnabels dem Kieferrand; in seinem Bereich sind aber auch früher vorhandene Lippenbildungen eingegangen. Eine ähnliche Rückbildung von Lippen ließ sich auch bei Schildkröten feststellen (s. u.). Die erste Hornbildung erfolgt embryonal nicht dort, wo man ihren phylogenetischen Ausgang annehmen muß, am Mundrand selbst, sondern in einiger Entfernung von ihm.

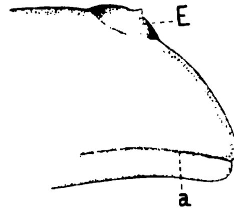


Fig. 62. Hühnchen. 18. Bebrütungstag. Seitenansicht des Oberschnabels. Nach EDW. G. GARDINER. Bezeichn. s. Erkl. zu Fig. 60.

Im Epithel des Schnabelbereichs kommt es allgemein zu Papillenbildungen, die am Schnabelrand die erheblichste Größe erlangen. Bei den Embryonen von Papageien sind sie besonders mächtig und bilden am Rand des Ober- und Unterschnabels, auch an der Gaumenfläche des ersteren, deutliche Vorragungen. Von älteren französischen Forschern wurden diese mit Horn überzogenen Papillen als Zahnrudimente gedeutet, ein Irrtum, der zuerst von P. FRAISSE (1879), später noch von BRAUN (1882) zurückgewiesen wurde. Die Papillen schwinden erst nach dem Ausschlüpfen (vergl. die Abbildung F. KEIBEL's, Bd. I, Kap. 6, p. 103).

Wir schließen hier unmittelbar die Besprechung des Eihöckers (SLUITER) oder der Eischwiele (RÖSE) an, die ja wenigstens bei den Vögeln in unmittelbarstem Zusammenhang mit dem Schnabel steht. Ein Eihöcker findet sich an der Oberseite der Schnauzen- resp. Schnabelspitze bei den Embryonen von Vögeln, Krokodilen, Schildkröten, Trachydosaurus und vielleicht noch anderen Formen[1]).

---

1) Die erste Angabe über die Eischwiele stammt von W. YARREL (1826, Hühnchen), MAYER (1841, Vögel, Krokodile, Schildkröten) und JOH. MÜLLER (1841). Die genauere Kenntnis ihres Baues und ihrer Entwickelung verdanken wir EDW. GARDINER (1884), C. RÖSE (1892) und C. PH. SLUITER (1893).

Er ist, wie schon einer der ersten Beobachter, Mayer (1841), zeigte, scharf zu trennen von dem durch Joh. Müller entdeckten Eizahn der Saurier und Ophidier und nach O. Seydel auch von dem der Monotremen (Echidna). Im allgemeinen findet sich die Eischwiele, wie schon Mayer (1841) betonte, bei Formen mit verkalkter Eischale, der Eizahn bei solchen mit häutiger Schale, doch bestehen für beide Bildungen Ausnahmen von der Regel (C. Ph. Sluiter).

Es handelt sich bei der Eischwiele um eine Verdickung der Hornschicht des Epithels (Fig. 60—62 *E.*). Sie tritt meist unpaar auf. Nur die Krokodile (Ph. Sluiter), ausnahmsweise als Varietät auch Vögel (Mayer), besitzen eine paarige Anlage (25 mm lange Embryonen von Crocodilus porosus), die bei den Krokodilen später eine einheitliche Basis erhält. Die Eischwiele ist beim 6—7 Tage alten Hühnerembryo schon deutlich sichtbar (Edw. Gardiner).

Nach dem, was oben über die Verhornung des Epithels gesagt wurde, wird der Höcker anfänglich vom Epitrichium überzogen (Fig. 60 u. 61 *Ep*), das er vor dem Ausschlüpfen des jungen Tieres durchbricht.

Die Zellen des Eihöckers sind große, polygonale, nicht abgeplattete Elemente, die eine Menge von Körnchen, die nach Sluiter aus Eleïdin bestehen, einschließen. Kalksalze, die nach Gardiner eingelagert sein sollen, fehlen thatsächlich nach Röse. Nur bei den Krokodilen platten sich die dem Epitrichium benachbarten Zellen des Eihöckers ab. Nach dem Ausschlüpfen des jungen Tieres wird der Eihöcker abgeworfen.

Ein der Eischwiele ähnlicher, durch intensivere Verhornung ausgezeichneter Höcker besteht bei Beuteljungen von Echidna und Ornithorhynchus an der Oberseite der Schnauzenspitze (W. N. Parker, E. B. Poulton, s. a. R. Semon, Fig. 50 und 51). Funktionell hat er nicht die Bedeutung der Eischwiele (vergl. O. Seydel).

In fast allgemeiner Verbreitung ist der harte Gaumen der Säugetiere mit quergestellten, leistenartigen Erhebungen ausgestattet, die bestimmt sind, bei der Zerkleinerung der Nahrung mit der Zunge zusammenzuwirken. Ihrer Funktion entsprechend ist das Epithel der Leisten verdickt und oft der Sitz intensiver Verhornung. Den Höhepunkt ihrer Ausbildung erreichen die Gaumenleisten bei den Sirenen in den Gaumenplatten, denen Hornplatten am Unterkiefer entgegenwirken, und in den Barten der Mystacoceten.

Verhältnismäßig schwache Entwickelung zeigen die Gaumenleisten beim Menschen. Beim Embryo von 4,5 cm Scheitelsteißlänge ist der Gaumen noch glatt, bei 5,5 cm Länge bestehen am vorderen Teil des harten Gaumens jederseits 5—7 Querfalten in regelmäßiger Anordnung, ähnlich wie es am Säugetiergaumen meist der Fall ist. Auf den Gaumenleisten ist das Epithel verdickt, es entstehen zottenartige Erhebungen, wie sie gleichfalls bei Säugetieren weit verbreitet sind. Gegen Ende des Fötallebens wird die Anordnung der Gaumenfalten unregelmäßiger, einige hintere schwinden, die vorderen werden am vorderen Teil des Gaumens zusammengedrängt. So bleiben die Dinge bis zum Beginn der Pubertät, dann setzt eine allmähliche Rückbildung ein, die zur Herstellung einer völlig glatten Gaumenfläche führen kann. Eine teilweise Rückbildung und Umgestaltung der Gaumenleiste findet also beim Menschen schon in embryonaler Periode statt, bevor von einer Funktion die Rede sein

kann. Die Entwickelungsgeschichte weist also auf einen primitiven Zustand hin, der mit dem bei der Mehrzahl der Säugetiere bestehenden übereinstimmt (C. GEGENBAUR 1878).

Genau bekannt sind wir ferner mit der Entwickelung der Barten der Wale vor allem durch die Untersuchung T. TULLBERG's (1883). Aeltere Beobachtungen stammen von ESCHRICHT (1849) und ESCHRICHT und REINHARDT (1861).

Die Barten sind quergestellte Hornscheiben, die von der Unterfläche des Gaumens jederseits in großer Zahl herabhängen und bei geschlossenem Maul den Zwischenraum zwischen Zunge und Unterkiefer einnehmen. Jede Barte besteht aus einer größeren Scheibe, der Hauptbarte und einer Anzahl sich medial an letztere anschließender Nebenbarten. Die Hornmassen lösen sich nach unten in eine große Anzahl von Bartenfäden (Haaren) auf.

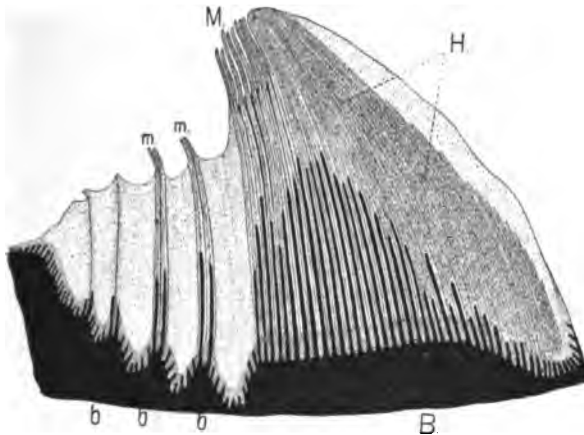


Fig. 63. Balaenoptera Sibbaldii. 4,55 m langer Embryo. Schnitt senkrecht auf die Gaumenfläche, der eine Bartenanlage in ihrer ganzen Breite getroffen hat. Nach T. TULLBERG. Das Bindegewebe ist gleichförmig schwarz dargestellt, das Epithel punktiert. *B.* Hauptbarte. *b* Nebenbarten mit ihren Bindegewebsplatten und den davon ausgehenden langen Papillen. *M.* Mit den Spitzen bereits frei gewordene Hornröhren (Bartenhaare) der Hauptbarte. *m.* Dasselbe von Nebenbarten *H.* sog. Hornröhren, den Papillen entsprechend.

Die Entwickelung der Barten von Balaenoptera Sibbaldii setzt bei etwa 2 m langen Embryonen ein. Sie beginnt auf der Gaumenfläche etwa in der Mitte der Länge des Oberkiefers und dehnt sich von hier nach vorn und hinten aus. Es handelt sich zunächst um eine starke Verdickung des Epithels und eine erhebliche Verlängerung der in dasselbe einragenden Bindegewebspapillen. Die oberflächen Schichten des Epithels zeigen starke Verhornung. Unter dem Epithel erhebt sich später das Bindegewebe zu Leisten, die conische Zapfen tragen, auf denen dann erst die eben erwähnten Papillen sitzen (Embryo von 3 m Länge). Die Zapfen und Leisten sind in schrägen Reihen angeordnet, die in großer Anzahl jederseits von außen nach innen und hinten laufen. Die äußeren Teile dieser Reihen nehmen weiterhin eine mehr quere Verlaufsrichtung an und eine größere Anzahl der zapfenartigen Erhebungen vereinigen sich, indem das Bindegewebe auch zwischen ihnen

stark emporwächst, zu quergestellten Bindegewebsblättern, die mit ihrem Papillarbesatz die Grundlage der Hauptbarten bilden (Fig. 63 *B.*). Indem sich fortgesetzt neue Glieder der Zapfenreihen den Hauptbarten anschließen, nehmen diese an Breite immer zu. Medial von den Hauptbarten bleibt aber eine Anzahl Bindegewebszapfen mit ihren Papillen selbständig und bildet die Grundlagen der Nebenbarten (*b*). Die den Bartenanlagen zugehörigen Papillen wachsen zu erheblicher Länge heran und dringen tief in das die gesamte Anlage überziehende Epithel ein (Fig. 63). Indem in der unmittelbaren Umgebung der verlängerten Papillen Hornsubstanz produziert wird, entstehen Hornröhren, welche die Papillen umschließen. Entsprechend dem Wachstum der gesamten Epithelmassen schieben sich diese Hornröhren auch über den Bereich der Papillen hinaus (*M.*), ihr Inneres füllt sich dabei mit Zellen, die eine Art Marksubstanz bilden. Sie stammen von den die Spitze der Papillen deckenden Epithelzellen. Zwischen den Hornröhren liegen als Zwischenhorn die von den interpapillaren Teilen des Stratum Malpighii gelieferten Zellenmassen. Nach Abstoßung der oberflächlichsten verhornten Schicht werden die Hornröhren an der Oberfläche sichtbar. Haupt- und Nebenbarten erheben sich währenddessen über das Niveau der zwischen ihnen liegenden Theile des Epithels und werden in ihrem freien Bereich von einer stärker verhornten Deckschicht umschlossen, die jedoch den freien Rand der Barten frei läßt. Indem hier das Zwischenhorn zerfällt, lösen sich die Hornröhren auf längere Strecken voneinander und bilden die lang herabhängenden Bartenhaare (*M.* und *m.*).

Nach der Geburt nehmen die Hauptbarten durch Aufnahme von Nebenbarten an Breite zu, während andererseits am medialen Rand der Barte neue Nebenbarten auftreten.

Bereits Tullberg wies auf die Zusammengehörigkeit der Barten mit den Gaumenleisten hin.

Litteratur über

Hornzähne der Cyclostomen und Anurenlarven.

van Bambeke, Ch. *Recherches sur la structure de la bouche chez les têtards des Batraciens anoures. Bull. Acad. de méd. de Belgique. II. série Tome XVI.* **1863.**

Beard, J. *Morphological Studies. Zool. Jahrb. Bd. III. Anat. Abt.* **1889.**

— *Notes on Lampreys and Hags (Myxine). Anat. Anz. VIII.* **1893.**

Behrends, G. *Untersuchungen über die Hornzähne der Myxine glutinosa. Zool. Anz.* **1891.**

— *Ueber Hornzähne. Nova Acta d. K. Leopold-Carol. deutsch. Akademie d. Naturforscher. Bd. LVIII.* **1892.**

Bujor, P. *S. L. S. 34.*

Bashford-Dean. **1899.** *S. A. L. III. 2.*

Gutzeit, E. *Die Hornzähne der Batrachierlarven. Zeitschr. wissensch. Zool. Bd. XLIX.* **1890.**

Hinckley, Mary H. *On some differences in the mouth structure of Tadpoles of the anourous batrachians found in Milton, Mass. Proc. Boston Soc. of nat. Hist. Vol. XXI.* **1881.**

Jacoby, M. *Die Hornzähne der Cyclostomen nach Untersuchungen an Myxine glutinosa, Petromyzon fluviatilis und marinus. Arch. f. m. Anat. Bd. XLIII* **1893.**

Känsche, C. C. *Beiträge zur Kenntnis der Metamorphose der Ammocoetes branchialis in Petromyzon. Zool. Beiträge von Anton Schneider. Bd. II. Heft 3.* **1890.**

Keiffer, H. *Recherches sur la structure et le développement des dents et du bec cornés chez Alytes obstetricans. Arch. biol. T. IX.* **1889.**

Liebert, Jos. *Die Metamorphose des Froschmundes. Inaug.-Diss. d. philos. Fak. zu Leipzig. Leipzig* **1894.**

Leydig, F. *Ueber die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII.* ***1876.***
Müller, Johannes. *Anatomie der Myxinoiden. Berlin* ***1835.***
Royer, Héron et **van Bambeke, Ch.** *Le vestibule de la bouche chez les têtards des batraciens anoures d'Europe; sa structure, ses caractères chez les diverses espèces. Arch. biol. T. IX.* ***1889.***
— *Sur les caractères fournis par la bouche des têtards des batraciens anoures d'Europe. Commun. prél. Bull. de la Soc. Zool. de France.* ***1881.***
Schulze, F. E. *Ueber cuticulare Bildung und Verhornung von Epithelzellen bei den Wirbeltieren. Arch. mikr. Anat. Bd. V.* ***1869.***
— *Ueber die inneren Kiemen der Batrachierlarven. I. Mitteilung: Ueber das Epithel der Lippen, der Mund-, Rachen- und Kiemenhöhle. Abh. Akad. d. Wiss. Berlin.* ***1888.***
Vogt, Carl. *Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der Geburtshelferkröte (Alytes obstetricans).* ***1842.***

Vogelschnabel und Eischwiele.

Braun, M. *S. A. L. III. 9.*
Fraisse, P. *Ueber Zähne bei Vögeln. Vortrag, geh. in der phys.-med. Gesellschaft Würzburg* ***1879.***
Gardiner, Edw. G. *Beiträge zur Kenntnis des Epitrichiums und der Bildung des Vogelschnabels. Inaug.-Diss. Leipzig.* ***1884.***
Mayer. *Zähne im Oberschnabel bei Vögeln, Krokodilen und Schildkröten. Froriep's Neue Notizen. Bd. XX.* ***1841.***
Müller, Joh. *Ueber eine eigentümliche Bewaffnung des Zwischenkiefers der reifen Embryonen der Schlangen und Eidechsen. Müller's Arch. f. Anat.* ***1841.***
Parker, W. N. *On some points in the structure of the young of Echidna aculeata. Proc. Zool. Soc. London* ***1894.***
Poulton, E. B. *The structure of the bill and hairs of Ornithorhynchus paradoxus. Quart. Journ. micr. sc. Vol. XXXVI. N. S.* ***1894.***
Röse, C. *Ueber die Zahnleiste und die Eischwiele der Sauropsiden. Anat. Anz. VII* ***1892.***
— *Ueber die Zahnentwickelung der Reptilien. Deutsche Monatsschr. für Zahnheilkunde.* ***1892.***
Seydel, O. *Ueber Entwickelungsvorgänge an der Nasenhöhle und am Mundhöhlendache von Echidna, nebst Beiträgen zur Morphologie des peripheren Geruchsorgans und des Gaumens der Wirbeltiere. VI. Der Eizahn von Echidna, seine Entwickelung und sein Bau. In Semon: Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel. Jenaische Denkschriften. Bd. VI.* ***1899.***
Semon, R. *Zur Entwickelungsgeschichte der Monotremen. In: Semon, Zool. Froschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel. Jenaische Denkschriften. Bd. V.* ***1894.***
Sluiter, C. Ph. *Ueber den Eizahn und die Eischwiele einiger Reptilien. Morphol. Jahrb. Bd. XX.* ***1893.***
Weinland. *On the armiture of the lower bill of Tringa pusilla. Proc. Essex Institute.* ***1857.***
Yarrel, W. *On the small horny appendage to the upper mandible in very young chickens. Zoolog. Journ.* ***1826.***

Verhornung am Gaumen.

Gegenbaur, C. *Die Gaumenfalten des Menschen. Morphol. Jahrb. Bd. IV.* ***1878.***
Tullberg, Tycho. *Bau und Entwickelung der Barten bei Balaenoptera Sibbaldii. Nova Acta Reg. Soc. Scientiarum Upsaliensis. Ser. III Vol. XI.* ***1883.***
Eschricht. *Untersuchungen über die nordischen Waltiere. Bd. I. Leipzig* ***1849.***
Eschricht und **Reinhardt.** *Om Nordhvalen (Balaena mysticetus L.) K. Danske Vidensk. Selskabs Skrifter. 5 Raekke. Naturvid. og Mathem. Afd. Bd. V.* ***1861.***

e) Die Beteiligung des Ektoderms an der Auskleidung der Mundhöhle. Das Vestibulum oris.

Der Anteil des Ektoderms und Entoderms an der Auskleidung der Mundhöhle und der Bildung ihrer Organe ist nur in wenigen Fällen genau zu bestimmen, nämlich dort, wo ein Teil der Rachenhaut als Velum erhalten bleibt, also beim Amphioxus und bei

Ammocoetes. Schon bei den Myxinoiden besteht diese Möglichkeit nicht mehr, da die Rachenhaut frühzeitig schwindet und nicht mehr mit Sicherheit bestimmt werden kann, ob das später auftretende Velum ihrer Stelle entspricht. Bei den gnathostomen Fischen ist jedenfalls das Ektoderm anfänglich auf die Nachbarschaft der Mundöffnung beschränkt; die Verbreitung von Zähnen im Bereich der Kiemenhöhle, am Dach, am Boden (Zunge), an den Kiemenbögen könnte aber daran denken lassen, daß nach Beseitigung der Rachenhaut das Ektoderm weit caudalwärts vordringt, wenn man nicht dem Entoderm die Fähigkeit, Zähne zu produzieren, zutrauen will. Der Zahnbesatz des Amphibienmundes resp. das Bestehen der nachweislich aus Zähnen hervorgegangenen Belegknochen (O. HERTWIG) könnte hier das Gleiche annehmen lassen, ohne daß man imstande wäre, irgend einen Beweis hierfür zu erbringen.

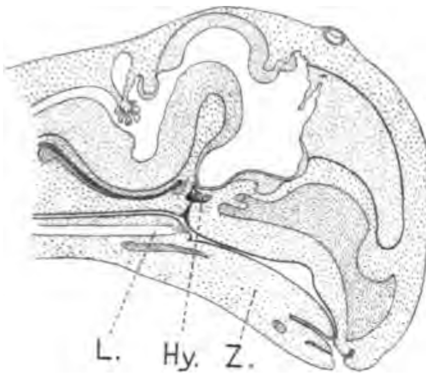


Fig. 64. Anguis fragilis. Aelterer Embryo. Medianschnitt durch den Kopf. *Hy.* Hypophysis noch in Zusammenhang mit dem Mundhöhlenepithel. *L.* Kehlkopf. *Z.* Zunge.

Genauer können wir die Grenze zwischen Entoderm und Ektoderm am Mundhöhlendach der Amnioten bestimmen. Hierzu verhilft das lange Bestehenbleiben des Zusammenhangs der Hypophysenanlage (RATHKE'sche Tasche) mit der Schleimhaut der Kopfdarmhöhle (Fig. 64 *Hy.*). Der Hypophysengang entspricht ja dem tiefsten Teil der Mundbucht, da er unmittelbar vor der Rachenhaut seinen Ursprung nimmt. Das ganze Gebiet vor ihm wird also von Ektoderm ausgekleidet. Wie Fig. 64 speciell für Anguis fragilis lehrt, reicht demnach das ektodermale Gebiet bis in die Höhe des Kehlkopfeinganges. Entsprechend zeigte W. HIS für Säugetiere, insbesondere den Menschen, daß die Grenze zwischen Ento- und Ektoderm am Pharynxdach dicht hinter die Choanen unmittelbar vor den Bereich der Pharynxtonsille fällt. Dasselbe ergiebt sich aus einem von SUCHANNEK beschriebenen Falle von Erhaltenbleiben des Hypophysenganges bei einem 4-jährigen Kinde. Am Boden der Mundhöhle fehlt die Möglichkeit einer scharfen Abgrenzung des Ektodermbereichs. Es ist sehr leicht möglich, daß zur Ausbildung des vordersten Teiles der Zunge noch Ektoderm herangezogen wird (E. KALLIUS, s. Litteratur über Zunge). Ebensowenig sind wir imstande, an der Seitenwand der Mundhöhle die Grenze festzulegen.

In weiter Verbreitung treffen wir eine Vergrößerung des primitiven Bereichs der Mundhöhle nach außen zu durch die Ausbildung von Lippen. Wir fanden derartige Bildungen bereits beim Amphioxus (s. p. 6). Die Umrandung des Mundes bei Petromyzon ist hier zu erwähnen (p. 13), ferner die eigenartigen Faltenbildungen bei den Dipnoern, welche das gesamte Geruchsorgan der Mundhöhle anschließen (p. 24). Sehen wir von Integumentfalten ab, die

bei einzelnen Familien von Teleosteern den Mundrand umsäumen, so treffen wir eine allerdings vergängliche Umrandung des Mundes bei den Anurenlarven (s. p. 71). Lippen besitzen ferner die Mehrzahl der Reptilien. Sie beherbergen hier die Glandulae labiales. Ihr Fehlen bei den Cheloniern erklärt sich aus einer Rückbildung, da C. Röse (1892) bei älteren Embryonen von Chelone Midas rudimentäre Lippenfurchen, die an der Außenseite der Kieferränder entlang ziehen, nachweisen konnte. Ebenso wurden Lippenrudimente am Ober- und Unterschnabel der Embryonen von Vögeln angetroffen (Edw. G. Gardiner 1884, G. Röse (1892) (s. p. 72 und Fig. 60, 61, 62a). In allgemeiner Verbreitung bestehen Lippen in Begrenzung eines geräumigen Vestibulum oris bei den Säugetieren. Ihre seitliche Vereinigung zu einer Wange verschmälert mehr oder weniger die Mundspalte. Durch den Besitz einer Muskulatur stehen sie auf besonders hoher Entwickelungsstufe.

Für die Monotremen wird ein Fehlen von Lippen angegeben. Jedenfalls geht ihnen die Abgrenzung eines Vestibulum oris ab; die Entwickelungsgeschichte wird aber hier erst zu entscheiden haben, ob nicht die Rückbildung der Kieferränder, die Folge des Zahnschwundes, hier eher in Betracht kommt als das Fehlen von Lippen. Das erstere bedingt mit Sicherheit bei den Mystacoceten den Mangel einer Lippenfurche an der sehr mächtigen Unterlippe und die mangelhafte innere Begrenzung der Oberlippe, also das Fehlen der Abtrennung eines Vestibulum oris (W. Kükenthal)[1]).

Die Anlage des Vestibulum oris macht sich als eine seichte Furche auf der Höhe der primitiven Mundränder, des Kiefer-Lippenwulstes, bemerkbar (Fig. 37a). Im Bereich dieser Lippenfurche ist das Epithel verdickt (menschlicher Embryo von 17 mm Steißscheitellänge, C. Röse, Fig. 65 *L.F.*). Vom Grund der Lippenfurche senkt sich dann eine Epithelleiste in das Bindegewebe ein, die Lippenfurchenleiste (Fig. 65 *L.F.L.*, menschlicher Embryo von 25 mm, C. Röse), in deren Bereich eine Spaltbildung auftritt. Diese Spalte hängt mit der primären Lippenfurche zusammen und scheidet nunmehr scharf die Lippe vom Kieferwall, bildet also den Raum des Vestibulum oris. Der gleiche Vorgang spielt sich nicht nur im Bereich der eigentlichen Lippen, sondern auch der Wangenregion ab (A. Bild). In vielen Fällen fällt die Abgangsstelle der Zahnleiste noch in den Bereich der Lippenfurche (s. Fig. 65). Daß dies aber nicht durchweg der Fall ist, beweisen die Darstellungen von G. Pouchet und L. Chabry und A. Bild. Auch wenn anfänglich die Zahnleiste im Bereich der Lippenfurche entspringt, rückt sie späterhin aus ihr heraus, und die ihr entsprechende Furche wird an der Oberfläche des Kieferwulstes sichtbar (Fig. 37b)[2]).

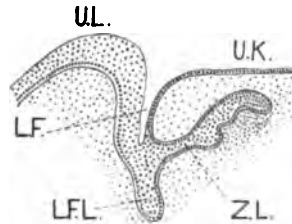


Fig. 65. Embryo vom Mensch, 4 cm. Querschnitt durch die Anlage der Unterlippe. Nach C. Röse. *L.F.* Lippenfurche (primäre). *L.F.L.* Lippenfurchenleiste. *U.L.* Unterlippenwulst. *U.K.* Unterkieferwulst. *Z.L.* Zahnleiste.

1) Die verbreitete Angabe, daß den Cetaceen Lippen fehlen, trifft weder für die Zahn- noch Bartenwale zu (W. Kükenthal).

2) Die erste richtige Darstellung der Lippenbildung stammt von J. Koll-

Endlich sei noch auf die zeitweilige epitheliale Verklebung der Mundspalte bei Marsupialiern, die nur eine enge Saugöffnung freiläßt (E. Selenka 1886) und einen entsprechenden Vorgang hingewiesen, den F. Keibel (1899) beim Schaf und Reh kennen lehrte (s. Bd. I, Kap. 6, p. 112 und 125). In den letzteren Fällen fehlt die funktionelle Bedeutung des Vorganges, die ihm offenbar bei den Beutlern zukommt. Bei Schaf und Reh löst sich der Verschluß noch in embryonaler Zeit.

Das eigenartige sog. Schnabelschild des Opossum ist oben erwähnt (s. p. 28).

Litteratur

über den Bereich des Ektoderms in der Mundhöhle und die Entwickelung des Vestibulum oris.

Bild, A. *Die Entwickelungsgeschichte des Zahnsystems bei Sus domesticus und das Verhältnis der Lippenfurchenanlage zur Zahnleiste. Anat. Anz. Bd. XX.* **1902.**
Chievitz, J. H. *S. L. p. 61.*
Favaro, G. *Contributo alla filogenesi et all'ontogenesi del Vestibolo orale. Ricerche lab. di anat. norm. Univ. Roma. Vol. 8. Fasc. 2.* **1901.**
His, W. *Menschliche Embryonen.*
Hoffmann, A. *Ueber die Entwickelung des Kronencementes an den Backenzähnen der Wiederkäuer, mit Berücksichtigung der Zahnentwickelung im allgemeinen. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LVIII.* **1894.**
Keibel, F. **1899.** *A. L. III. 10.*
Kollmann, J. *Entwickelung der Milch- und Ersatzzähne beim Menschen. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XX.* **1870.**
Kükenthal, W. *Vergleichend anatomische und entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen an Waltieren. Kapitel IV die Entwickelung der äusseren Körperform der Wale. 6. die Lippen. Denkschriften der medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena. Bd. III. Jena* **1893.**
Leche, W. *Studien über die Entwickelung des Zahnsystems bei den Säugetieren. Morphol. Jahrb. Bd. XIX.* **1893.**
Neustätter, O. *Ueber den Lippensaum beim Menschen, seinen Bau, seine Entwickelung und seine Bedeutung. Münchener medizin. Dissert. Jena* **1894.**
Pouchet G, et Chabry, L. *Contribution à l'odontologie des mammifères. Journ. de l'anat. et phys. Par. 20 année.* **1884.**
Röse, C. *Ueber die Entwickelung der Zähne des Menschen. Arch. f. m. Anat. Bd. XXXVIII.* **1891.**
— **1892.** *S. L. p. 77.*
Selenka, E. **1886.** *A. L. III. 10.*
Stieda, A. *S. L. p. 35.*
Suchannek. *S. L. p. 78.*

B. Die Entwickelung der luftführenden Anhänge des Vorderdarms.

1. Schwimmblase.

Am Vorderdarm dicht hinter dem Kiemenbereich nehmen die luftführenden Organe der Wirbeltiere, die Schwimmblase und die Lungen, ihre Entstehung. Wir betrachten die erstere zunächst.

Eine Schwimmblase i. d. R. als unpaare Bildung kommt allen Ganoiden und den Teleosteern mit Ausnahme einzelner Arten, bei

---

mann (1870). Weiter sind zu nennen G. Pouchet und L. Chabry (1884), W. Leche (1893), A. Hoffmann (1894), G. Favaro (1901), C. Röse (1891), A. Bild (1902). Bemerkungen über die Entwickelung der Wange finden sich bei J. H. Chievitz. Ueber den Lippensaum des Menschen vergl. die Arbeiten von O. Neustätter (1894) und Stieda.

denen sie rückgebildet ist, zu. Bei der großen Mehrzahl der Ganoiden mündet sie an der Dorsalseite des Oesophagus, nur bei Polypterus an der Ventralseite. Ihr paariger Bau, ihre Versorgung aus der hintersten Kiemenvene läßt sie bei jener Form besonders beachtenswert erscheinen. Bei einem Teil der Teleosteer besteht keine Verbindung mit dem Darm (Physoklysten), bei den anderen stellt ein Ductus pneumaticus den Zusammenhang mit dem Oesophagus resp. dem Magen her (Physostomen). Dieser mündet in der Mehrzahl der Fälle dorsal in den Vorderdarm, nur bei den Erythrininen erfolgt seine Befestigung an der linken Seite (s. SAGEMEHL). Auf die große Verschiedenheit der äußeren Form der Blasen, auf die Komplikationen im gröberen und feineren Bau ihrer Wandung sei nur kurz hingewiesen, da entwickelungsgeschichtlich diese Dinge noch nicht gebührend berücksichtigt sind. Für die Gestaltung des Organs ist von der allergrößten Bedeutung seine bei mehreren Ordnungen erworbenen Beziehungen zum Gehörlabyrinth, die ihren vollkommensten Ausdruck in dem WEBER'schen Apparat finden. Daß endlich die Schwimmblase oder Teile von ihr auch respiratorische Bedeutung besitzen, ist bei einzelnen Formen wahrscheinlich, bei anderen (Aal, Ductus pneumaticus) erwiesen.

Bei Embryonen und jungen Tieren mehrerer Selachierarten ist von MIKLUCHO-MACLAY (1867) ein Schleimhautdivertikel an der Dorsalseite der Magen-Oesophagusgrenze beschrieben und als Rudiment einer Schwimmblase gedeutet worden. P. MAYER (1894) bestätigte das Vorkommen des Divertikels nur für Mustelus, fand es hier auch bei erwachsenen Tieren, aber außer ihm noch zwei ventral gelegene gleichartige Taschenbildungen. Dadurch sowie durch die Vereinzelung des Vorkommens sind Beziehungen des Blindsackes zur Schwimmblase sehr unwahrscheinlich geworden.

Unter den Ganoiden entsteht bei Lepidosteus, wie wir durch F. M. BALFOUR und W. N. PARKER (1882) wissen, die Schwimmblase gleich nach dem Ausschlüpfen der jungen Tiere in dorsomedianer Lagerung dicht hinter dem Kiemenbereich als unpaares Divertikel der Darmwand und wächst von hier nach hinten aus. Eine andere sehr bemerkenswerte Art der Entwickelung stellte neuerdings BASHFORD DEAN (1896) und eingehender H. PIPER (1902) für Amia calva fest (1902). Hier bildet sich die Schwimmblase als eine rinnenförmige Ausstülpung dorsomedian am oralen Teil der Magen-Oesophagusanlage (Fig. 66, *S.*). Die Rinne schnürt sich von hinten nach vorn von der Darmanlage ab bis auf die vorn als Ductus pneumaticus bestehen bleibende Kommunikation. So spielen sich hier ähnliche Vorgänge ab wie bei der Lungenentwickelung.

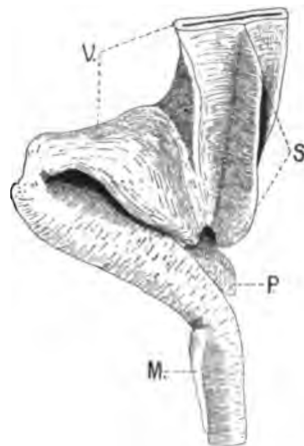


Fig. 66. Amia calva. Ansicht des Darmkanals eines Embryos von der Dorsalseite. Nach einem von H. PIPER gütigst zur Verfügung gestellten Plattenmodell. *S.* Schwimmblasenanlage am oralen Teil des Vorderdarmes. *P.* Pankreas. *M.* Milz. *V.* Vorderdarm. Die Leber ist weggelassen.

Für die Teleosteer ist bereits durch K. E. v. Bär (1835) die Entwickelung der Schwimmblase durch Ausstülpung der Dorsalseite des Vorderdarms beschrieben (Fig. 67, *S.*). Bei den Physoklysten bildet sich dann der Ductus pneumaticus zurück (v. Bär und Rathke).

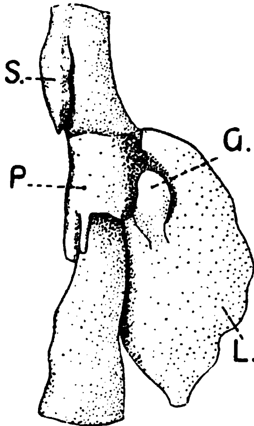


Fig. 67.

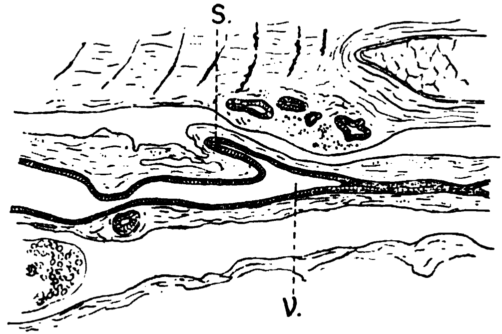


Fig. 68.

Fig. 67. Trutta fario. Embryo nach dem Ausschlüpfen. Darmkanal von der Dorsalseite. Nach Stricker. *S.* Schwimmblase. *G.* Gallenblase. *L.* Leber. *P.* Pankreas.

Fig. 68. Salmo salar. 17 mm langer Embryo. Sagittalschnitt durch den Vorderdarm *V.* Mit der Schwimmblasenanlage *S.* Nach H. K. Corning.

Die Angabe von Bär's, daß die vordere Kammer der Schwimmblase von Cyprinus anderen allerdings von ihm nicht näher bestimmten Ursprungs ist als die hintere, mit der sie erst sekundär verschmelzen soll, bedarf dringend der Nachprüfung. Nach C. Vogt soll die Schwimmblase von Coregonus palaea als solider Zellenhaufen an der dorsalen Vorderdarmwand auftreten.

Neue Angaben verdanken wir H. K. Corning (1888) für Salmo. Der Beginn der Entwickelung der Blase macht sich bei 12 mm langen Embryonen bemerkbar. Der Oesophagus ist in diesem Stadium vorn noch solid, weiter hinten besteht eine namentlich dorsal gerichtete Erweiterung seines Lumens und von hier geht die Ausstülpung der Schwimmblasenanlage dorsalwärts nach hinten und etwas nach rechts zu von statten (Fig. 68). Die Anlage wächst weiter nach hinten; dabei erfährt sie, wie aus F. Stricker's Darstellung hervorgeht, eine geringe Verlagerung nach der linken Seite zu (Fig. 67).

Neben den Erörterungen über die Leistung der Schwimmblase spielte in der Litteratur auch die Frage nach den Beziehungen zwischen ihr und den Lungen eine wichtige Rolle. Schon K. E. v. Bär äußerte sich 1835 dahin, daß zwischen beiden Organen nur eine allgemeine Analogie bestehe. Im Gegensatz hierzu treten die meisten späteren Autoren mit wenigen Ausnahmen für die Homologie beider Organe ein, in der Art, daß ein ursprünglicher Zustand angenommen wird, von dem aus in divergenter Richtung einerseits die Schwimmblase, andererseits die Lunge entstand. Von dem Wesen einer solchen Ausgangsbildung suchte sich H. Eisig (1881) auf Grund von Beobachtungen pneumatischer Anhänge des Annelidendarmes eine Vorstellung zu bilden. Die sog. Schwimm-

blasen einzelner Anneliden haben hydrostatische Bedeutung, dienen aber vor allem als Reservoir für Gasmengen, die zeitweilig in dem die Respiration vermittelnden Darm abgeschieden, in den Schwimmblasen aufgespeichert und bei Bedarf wieder abgeführt werden, um der Atmung zu dienen. Eine ähnliche Bedeutung kann man nach Eisig, dem sich Balfour hierin anschließt, bei einem Organ voraussetzen, von welchem die Schwimmblase wie die Lunge ihren Ausgang nehmen konnte.

Bei dem Versuch, die Homologie der Lunge und Schwimmblase zu begründen, wird die Verschiedenheit ihrer Lagerung, namentlich ihrer Verbindung mit dem Darmkanal vor allem in Betracht zu ziehen sein, während die Unterschiede ihrer Gefäßversorgung geringere Bedeutung besitzen. Eine Hypothese, welche die hier sich ergebenden Schwierigkeiten zu beseitigen sucht, gab J. E. V. Boas (1881). Er meinte, daß das pneumatische Organ, das anfangs unpaar an der Dorsalseite des Darmes lag, sich samt seinem Verbindungsgang der Länge nach spaltete. Jeder Teil sollte dann um den Darm herum ventralwärts wandern, mit dem anderseitigen wiederum in seinem Anfangsbereich verschmelzen und so zu einem Zustand führen, wie ihn die Schwimmblase von Polypterus und die Lunge der Amphibien und Amnioten bietet. Mehr auf den Boden der Erfahrung stellte sich M. Sagemehl (1884). Er sieht den primitiven Zustand bei Polypterus verkörpert, von dem direkt die Lunge der Amphibien und Amnioten ableitbar ist. Bei den Teleosteern erhält sich nur der linke der beiden Säcke der Polypteruslunge und wandert an der linken Seite des Darmrohres dorsalwärts unter Uebernahme wesentlich hydrostatischer Bedeutung. Einen Uebergangszustand weisen die Erythrininen mit ihrer linksseitigen Mündung des Ductus pneumaticus auf. In anderer Weise leiten sich die Verhältnisse bei den Dipnoern vom Polypteruszustand ab, wo die Verlagerung des Luftsackes um die rechte Seite des Darmes herum vor sich gegangen ist, während seine Mündung an Ort und Stelle verbleibt.

Aus der Entwickelungsgeschichte sind bisher keine sicheren Folgerungen für die Fragen nach der Homologie der Schwimmblase zu ziehen. Die Homologie zwischen Lunge und Schwimmblase läßt sich vorläufig mit ihrer Hilfe nicht beweisen, aber auch nicht mit Bestimmtheit ausschließen.

Litteratur. Schwimmblase.

Balfour, F. M. and **Parker, W. N.** *1882. S. A. L. III. 5.*
v. Bär, K. E. *Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der Fische nebst einem Anhang über die Schwimmblase. Leipzig 1835.*
— *Ueber die Entstehungsweise der Schwimmblase ohne Ausführungsgang. (Auszug aus: Bullet. scientif. de l'Académie de St. Petersbourg. T. I.) Arch. f. Naturgesch. 3. Jahrgang. Bd. I. 1837.*
Boas, J. E. V. *Ueber den Conus arteriosus und die Arterienbogen der Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. VII. 1881.*
Corning, H. K. *Beiträge zur Kenntnis der Wundernetzbildungen in den Schwimmblasen der Teleostier. Morphol. Jahrb. Bd. XIV. 1888.*
Cuvier et **Valenciennes.** *Histoire naturelle des poissons. T. XII u. XIX.*
Bashford Dean. *1896. S. A. L. III. 5.*
Eisig, H. *Ueber das Vorkommen eines schwimmblasenähnlichen Organs bei Anneliden. Mitteilungen aus der zoologischen Station zu Neapel. Bd. II. 1881.*
Gegenbaur, C. *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Bd. II. 1901.*
Hasse C. *Anatomische Studien. T. XIV. Beobachtungen über die Schwimmblase der Fische. Leipzig 1873.*
Jacobs, Christian. *Ueber die Schwimmblase der Fische. Inaug.-Diss. d. naturw. Fakultät zu Tübingen. Leipzig 1898.*

Mayer, P. *Ueber die vermeintliche Schwimmblase der Selachier. Mitt. a. d. zool. Stat. Neapel. Bd. II. Heft 3. 1894.*
Miklucho-Maclay. *Ueber ein Schwimmblasenrudiment bei Selachiern. Jenaische Zeitschr. Naturw. Bd. III. 1867.*
Müller, Joh. *Bau und Grenzen der Ganoiden. Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. T. IV.*
Piper, H. *Die Entwickelung von Leber, Pankreas, Milz und Schwimmblase von Amia calva. Verh. d. Anat. Ges. 16. Vers. zu Halle. 1902. Ergänzungsh. zum XXI. Bd. des Anat. Anz. 1902.*
Sagemehl, M. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. III. Das Cranium der Characiniden nebst allgemeinen Bemerkungen über die mit einem Weber'schen Apparat versehenen Physostomenfamilien. Morphol. Jahrb. Bd. X. 1884.*
Stricker, F. *Plattenmodelle zur Entwickelung von Darm, Leber, Pankreas u. Schwimmblase der Forelle. Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Physiol. Bd. XVI. 1899.*
Vogt, C. *Embryologie des Salmones.*
Weber. *De aure et auditu hominis et animalium. Lips. 1820.*

2. Lungen mit Kehlkopf und Luftröhre.

a) Erste Anlage.

Wenn wir nunmehr zur Entwickelungsgeschichte der Lungen übergehen, wollen wir zunächst die erste Anlage des Luftweges besprechen, und dann die specielle Entwickelung von Larynx und Trachea, endlich die der Lungen selbst anschließen.

Die Lungen treten in dem Tierreiche in zwei verschiedenen, nicht ohne weiteres aufeinander zu beziehenden Zuständen auf. Den einen repräsentieren wiederum in zwei Modifikationen die Dipnoer, den anderen die übrigen Lungenatmer. Gemeinsam ist beiden die ventrale Verbindung mit dem Darmrohr.

Genauer bekannt sind wir nur mit der Entwickelung der Amphibien- und Amniotenlunge. Hier herrschen im großen und ganzen in der ersten Anlage durchaus übereinstimmende Verhältnisse. Sie entsteht an der ventralen Seite der Vorderdarmwand unmittelbar hinter dem Kiemenbereich. Das Darmrohr buchtet sich hier zu einer schmalen Rinne aus, die, sagittal gestellt, in ganzer Länge mit dem übrigen Darmlumen kommuniziert (Lungenrinne Fig. 69 70 u. 71 *Lr*). Diese Rinne beginnt dann von ihrem caudalen Ende an sich gegen den zum Oesophagus werdenden Teil des Darmrohres abzuschließen. Gleichzeitig oder schon vor dem Beginne der Abschnürung wachsen aus ihrem caudalen Ende in die Leibeshöhle jederseits einragend die beiden primitiven Lungensäcke hervor (Fig. 71 *L*). Der Abschluß der Lungenrinne gegen das Darmrohr führt zur Bildung der Trachea, die dann mehr oder weniger stark in die Länge wächst (Fig. 71a und b). Nur vorn erhält sich die Verbindung beider. Der dieselbe vermittelnde Teil des Luftweges wird zum Kehlkopf, die Mündung zum Aditus laryngis, dessen Umgebung bei Amnioten eine besondere Ausgestaltung erfährt.

In den verschiedenen Klassen der höheren Wirbeltiere bestehen einzelne Besonderheiten der ersten Anlage des Luftweges, die noch kurz zu erwähnen sind.

Von den Amphibien kennen wir am eingehendsten die Lungenentwickelung von Bombinator durch A. Goette (1874). [Vergl. auch A. W. Weisse (1895), M. Hempstead (1900) und S. H. Gage (1900)]. Die Lungenrinne ist hier nur kurz, entsprechend dem kurzen gedrungenen Bau des gewöhnlich als Stimmlade bezeichneten unpaaren Teils des Luft-

weges (= Kehlkopf plus Trachea) (Fig. 69). Die paarigen Lungensäcke, die nach hinten in das Bindegewebe der Splanchnopleura des Vorderdarms hineinwachsen, bilden zunächst je einen dickwandigen, von engem Lumen durchzogenen Schlauch, der sich später unter Abflachung des Epithels ausweitet und dünnwandig wird. Die Lungenanlagen lösen sich dabei von der Wand des Vorderdarmes allmählich ab, bleiben aber noch lange mit ihm, später mit seinem Mesenterium durch eine Peritonealduplikatur in Verbindung. Bei anderen Anuren ist die erste Anlage der Lunge ein solider Auswuchs der Vorderdarmanlage (HEMPSTEAD).

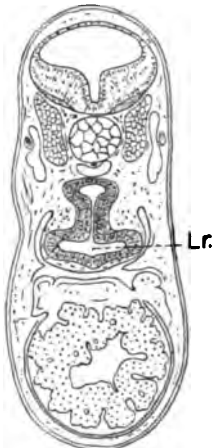


Fig. 69.

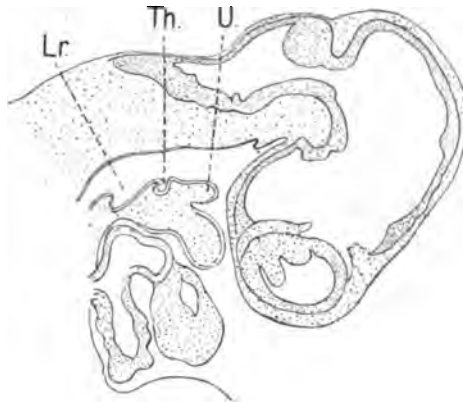


Fig. 70.

Fig. 69. **Bombinator igneus Larve. Querschnitt in der Höhe der Lungenanlage. Nach A. GOETTE.** *Lr.* **Lungenrinne mit den seitlichen Ausbuchtungen der primitiven Lungensäcke.**

Fig. 70. **Hühnchen am 3. Bebrütungstage. Medianschnitt durch den Kopf nach A. SEESSEL.** *Lr.* **Lungenrinne,** *Th.* **Thyreoidea,** *U.* **Unterkieferwulst.**

Von Sauropsiden ist uns seit A. SEESSEL (1877) die erste Anlage der Lunge beim Hühnchen am genauesten bekannt (ältere Beobachtungen bei v. BÄR, REMAK, A. GOETTE, SELENKA). Die Lungenrinne ist am Anfang des 3. Bebrütungstages fast gleichzeitig mit der Schilddrüsenanlage als flache, nach hinten vertiefte Ausbiegung der Vorderdarmwand erkennbar (Fig. 70 Lr). Mitte des 3. Tages beginnen die Lungenanlagen hervorzusprossen, während die Ablösung der Rinne vom Oesophagus und damit die Bildung der Trachea erst etwa am 5. Tage beginnt.

Für die Säugetiere basiert unsere Kenntnis auf den Untersuchungen KÖLLIKER's (1879) [Kaninchen], und W. HIS (1887) [Mensch], an die sich eine Reihe anderer Forscher anschlossen [1]) (Fig. 71 a u. b). Die Lungenrinne bildet anfangs nur den ventralen Teil des von beiden Seiten her abgeflachten vordersten Teils der Vorderdarmanlage. Bald

1) Den Ausbau der Kenntnis über die erste Lungenanlage verdanken wir ferner folgenden Forschern: N. USKOW (1883) [Kaninchen], P. WILLACH (1888) [Maus], A. ROBINSON (1889) [Ratte und Maus], A. STOSS (1892) [Schaf], A. NICOLAS und Z. DIMITROVA (1897) [Schaf], A. NARATH (1901) [Meerschweinchen und Kaninchen].

vertieft und erweitert sie sich an ihrem caudalen Ende. Frühzeitig macht sich dabei eine Asymmetrie bemerkbar, indem die Erweiterung nach rechts stärker vorspringt als nach links. Dieses asymmetrische Verhalten zeigen auch die beiden von hier ausgehenden primitiven Lungenschläuche. Diese wachsen caudalwärts in eine mächtige, von der Splanchnopleura des Vorderdarmes gelieferte Bindegewebsmasse hinein und beginnen hier ihre Verzweigung (s. u.). Beim Menschen ist die Lungenrinne schon vor Ablauf der 3. Woche erkennbar. Am Schlusse des 1. Monats ist die Abtrennung der Trachea gegen den Oesophagus vollzogen, die dann stark in die Länge wächst. Gleichzeitig beginnt die Sprossenbildung an den Lungenschläuchen [1]) (W. His).

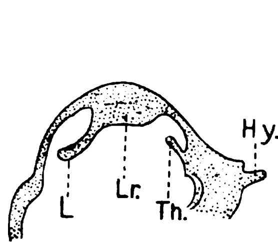


Fig. 71a.

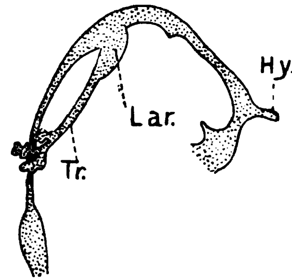


Fig. 71b.

Fig. 71a u. b. Menschliche Embryonen von 5 und 12,5 mm Länge. Eingeweiderohr mit Lungenanlage von rechts, nach W. His. *Hy.* Hypophysisanlage. *L.* Primäres Lungensäckchen. *Lr.* Lungenrinne. *Lar.* Larynx. *Tr.* Trachea. *Th.* Thyreoidea.

b) Entwickelung des Larynx und der Trachea (incl. Syrinx).

Wir beginnen die Betrachtung der Entwickelung des Larynx mit der seines Eingangs und Binnenraumes.

Bei den Amphibien begrenzt im allgemeinen jederseits eine vom Arytänoid gestützte Falte (Plica arytaenoidea) den sagittal gestellten, spaltförmigen Kehlkopfeingang. Bei den Sauropsiden erhebt sich in einzelnen Fällen die ventrale Umrandung des Eingangs zur Bildung einer Epiglottisfalte. Erst bei den Säugern besitzt aber eine Epiglottis wesentliche Bedeutung und mächtige Ausbildung. An ihr befestigen sich die ventralen Enden der seitlichen Grenzfalten, der Plicae ary-epiglotticae. In Beziehung zum Kehlkopf stehen endlich noch die Plicae palato (resp. pharyngo-) epiglotticae.

Die Entwickelung des Kehlkopfeinganges ist für die höheren Säugetiere und namentlich den Menschen bekannt (v. A. E. Kallius, 1897). In frühen Stadien bilden die Seiten des Aditus laryngis die durch die Arytänoidanlage stark emporgetriebenen sogenannten Arywülste, welche den Plicae arytaenoideae der Amphibien gleich zu setzen sind. Aus ihnen gehen die Plicae ary-epiglotticae mit den sich bald bemerkbar machenden Noduli Wrisbergi (cuneiformes) hervor. Später,

1) Als Hemmungsbildung auf dem Stadium der Lungenrinne läßt sich eine Mißbildung verstehen, die bei einem menschlichen 8-monatlichen Foetus von H. Schmit (1893) beobachtet wurde. Die Lunge fehlt, auch der untere Teil der Trachea. Kehlkopf und Trachea kommunzierten in ganzer Ausdehnung mit dem Oesophagus.

beim Menschen am 28.—29. Tage, erhebt sich der ventrale Teil des Einganges zu einer quergestellten Falte, der Epiglottis (Fig. 72 *Ep.*), die jederseits noch mit seitlichen Teilen (*Ep.l.*) die vorderen Ansätze der Plicae ary-epiglotticae ein Stück überragt. Diese seitlichen Teile der Epiglottisfalte, die bei Säugetieren in fast allgemeiner Verbreitung vorliegen, schwinden beim Menschen im Laufe der weiteren Entwickelung [1]). Nicht lange nach dem Auftreten der Epiglottis zeigen sich auch als starke Falten die beim Menschen sehr variablen Plicae pharyngo-epiglotticae (*Pl. ph. ep.*). Ihnen entsprechen bei niederen Formen der Placentalier und bei den Monotremen die für den

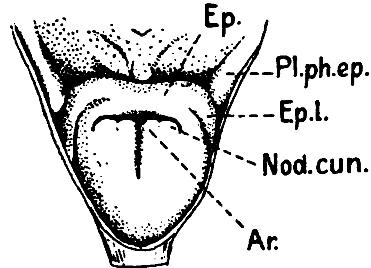


Fig. 72. Menschlicher Embryo (40—42 Tage). Kehlkopfeingang. Nach E. Kallius. *Ar.* der Spitze des Arytänoides entsprechender Wulst. *Ep.* Epiglottisfalte. *Ep. l.* Seitenteile der Epiglottis. *Nod. cun.* Nodulus Wrisbergi (cuneiformis). *Pl. ph.-ep.* Plica pharyngo-epiglottica.

hinteren Abschluß des Isthmus faucium sehr wichtigen Plicae palato-epiglotticae.

Sehr beachtenswert ist, daß der Kehlkopfeingang des menschlichen Fötus und Neugeborenen viel höher steht als der des Erwachsenen. Bei Föten im 5. Monat steht die Epiglottis noch hinter dem Velum palatinum, der Kehlkopf ragt also in das Cavum pharyngo-nasale ein (J. Symington, C. Gegenbaur, H. B. Howes), wie es für die Säugetiere im allgemeinen charakteristisch ist (J. Rückert).

Gleichzeitig mit der mächtigeren Ausbildung der Arytänoidwülste verengt sich der Binnenraum des Kehlkopfes in querer Richtung und es kommt, wie es scheint, allgemein, zu einer teilweisen Verklebung der einander zugekehrten Wandflächen (Fig. 73*L*). An der Dorsalseite erhält sich aber dauernd ein Teil des Lumens und setzt sich an letzterer Stelle in das der Trachea fort. Erst in der 10.—11. Woche stellt sich beim menschlichen Embryo das Lumen wieder ganz her, gleichzeitig mit dem Erscheinen der Stimmbänder (W. Roth, A. Kölliker, Entwickelungsgeschichte, F. Putelli, E. Kallius, 1897). Im 4. Monat kommt es dann hier zur Ausbildung der Morgagni'schen Tasche (D. Hansemann, 1899). Ueber die Entwickelung der übrigen vom Kehlkopf ausgehenden verschiedenen Ventrikelbildungen ist noch nichts bekannt.

Ein Skelet des Luftweges treffen wir von den Amphibien [2]) an in steigender Vervollkommnung. Wir können hier als primäres Skelett Stücke zusammenfassen, die in ihrer vollkommensten Ausbildung sich als Arytänoide samt Santorin'schen Knorpeln, Cricoid, Procricoide und Trachealringe darstellen. Als spätere Erwerbungen gesellen sich ihnen der Epiglottisknorpel mit dem Wrisberg'schen Knorpel und die Cartilago thyreoïdes hinzu:

1) Die Anlage der Epiglottis sammt der der ary-epiglottischen Falten ist von W. His als „Furcula" zusammengefaßt worden.

2) Unter den Dipnoern besitzt Protopterus in der Schleimhaut des Vorderdarmes vor dem Eingang zur Lunge eine aus festgefügtem Bindegewebe bestehende Platte, die keine Beziehungen zu einem der Kehlkopfknorpel der höheren Formen erkennen läßt.

Die vergleichend-anatomischen Untersuchungen J. Henle's (1839) ergaben, daß das primäre Laryngo-Trachealskelett im primitivsten Verhalten aus einem Paar von Knorpelstücken besteht, die jederseits den Luftweg begleiten, den Seitenknorpeln (Cartilagines laterales, Proteus, Necturus)[1]. Bei den höheren Formen haben die oralen Teile der Seitenknorpel ihr Homologon in den Arytänoiden. Den folgenden, sogenannten Partes crico-tracheales der Seitenknorpel, entsprechen das Cricoid und die Trachealringe resp. Bronchialringe, die ihren Bereich schließlich in das Innere der Lunge ausdehnen.

Die Untersuchung der Entwickelung des primären Laryngo-Trachealskeletts bei Salamandra und Triton durch C. Gegenbaur (1892) ergab, daß hier jederseits bei jungen Larven eine stabförmige Knorpelanlage den Luftweg bis zum Beginn der Lungensäcke begleitet, die nach ihrem Verhalten nur als Cartilago lateralis bezeichnet werden kann. An ihr gliedert sich der vorderste, die Muskeln des Kehlkopfes aufnehmende, Teil ab und bildet das Arytänoid. Daß auch in dem übrigen Teile später Zerlegungen eintreten, ergiebt die Untersuchung des fertigen Tieres.

Sehr abweichende Vorgänge spielen sich bei der Entwickelung des Kehlkopfskeletts der Anuren ab, wie M. Märtens (1897) zeigte, und nur Einzelheiten weisen darauf hin, daß auch hier ursprünglich die Cartilago lateralis vorlag.

Das Arytänoid scheint in der Mehrzahl der Fälle bereits gesondert angelegt zu werden. Nur bei Bufo verbindet eine schmale Zellenbrücke noch seine Anlage mit der der Pars crico-trachealis des Skelettes, als ein letzter Rest ursprünglicher Zusammengehörigkeit. Bei Alytes obstetricans bestehen sogar ganz erhebliche zeitliche Verschiedenheiten im Auftreten beider Teile. Die Arytänoidanlage ist anfänglich stabförmig und wird erst später zur Schalenform übergeführt.

Die übrigen Bestandteile des Laryngo-trachealskelettes legen sich bei Alytes obstetricans jederseits als ein Knorpelstab an, in welchem die Pars crico-trachealis der Cartilago lateralis wiederkehrt. Dauernd repräsentiert ist dieser Zustand bei einem anderen Anuren: Discoglossus pictus. Durch dorsale und ventrale Verbindung der oralen Teile beider Stücke untereinander kommt es zur Ausbildung des sog. Ringknorpels. Wesentlich anders läuft die Entwickelung bei Rana und Hyla ab. Hier entstehen caudal vom Arytänoid dorsal und ventral isolierte Knorpelstücke, die seitlich vom Luftweg miteinander zusammenfließen und damit den Ringknorpel entstehen lassen. Von dessen lateralen Teilen entwickelt sich dann erst jederseits ein Stab, der den Luftweg begleitet, die Pars trachealis des Crico-trachealskeletts. Da eine Parallele der Stadien dieses Entwickelungsganges bei fertigen Formen und auch in der Ontogenese primitiverer Arten nicht zu finden ist, werden wir in ihm einen stark cänogenetisch veränderten Vorgang zu erblicken haben. Die Erklärung für die auffallende Abweichung steht noch aus.

Für die Sauropsiden fehlt bisher noch die Untersuchung der Entwickelung des primären Laryngo-trachealskelettes, während sie bei den Säugetieren genauer bekannt geworden ist[2].

1) Die Bezeichnung „Cartilago lateralis" wird seit Gegenbaur (1892) in dem obigen Sinne verwandt. Henle selbst hatte mit Cartilago lateralis das Stück bezeichnet, das oben Pars resp. Cartilago crico-trachealis genannt wurde.

2) Die folgende Schilderung stützt sich auf die Angaben E. Göppert's (1901)

Vor dem Auftreten distinkter Skelettanlagen besteht in der Umgebung des Luftweges eine dichtere Anordnung des mesodermalen Gewebes und in ihm kommt es dann zur Differenzierung der Knorpelanlagen, die im großen und ganzen gleich bei ihrem Auftreten die Gestalt der fertigen Teile aufweisen. Ihr Gewebe ist als Vorknorpel zu bezeichnen. Beim Menschen beginnen sie Ende der 4. Woche hervorzutreten. An den Anlagen ist bemerkenswert, daß die der Arytänoide mit dem Cricoid, letzteres vielfach wenigstens mit dem dorsalen Ende des ersten Trachealringes und die Trachealringe wiederum untereinander in unmittelbarem Zusammenhang stehen. Diese Verbindungen liegen durchweg an der Seite des Luftweges und zeigen die Herkunft der Knorpel aus den Cartilagines laterales an.

In der vorknorpligen Anlage des Arytänoids tritt nach KALLIUS beim Menschen Ende der 7. Woche zuerst hyaline Grundsubstanz auf. Bemerkenswert ist, daß die caudalen Teile der Anlagen beider Stellknorpel bei Echidna dorsal vom Kehlkopf durch eine Gewebsbrücke miteinander in kontinuierlicher Verbindung stehen (Fig. 73), selbst noch nach dem Auftreten hyaliner Grundsubstanz. Ein analoges Verhalten zeigt dauernd Siren lacertina. Weiterhin wird die dorsale Verbindung beider Arytänoide median durchtrennt; beide stoßen dann noch in einer Naht zusammen. Eine innige dorsale Verbindung beider Arytänoide besteht übrigens im fertigen Zustande auch bei den Marsupialiern (J. SYMINGTON) und in weiter Verbreitung, wenn auch lockerer bei Placentaliern. Sie scheint also für die Säugetiere überhaupt ein ursprünglicher Besitz gewesen zu sein.

Eine Abgliederung des oralen Teiles des Arytänoids bildet die Cartilago Santorini (C. corniculata). Wahrscheinlich stehen auch die sog. Procricoide (Schaltstücke) in genetischer Beziehung zu den Stellknorpeln. Das vordere Procricoid (sog. Interarytänoid), das der dorsalen Raphe der Schließmuskeln eingelagert ist, scheint nach Befunden bei Echidna vom oralen Rand der oben erwähnten Interarytänoidbrücke auszugehen. Möglicherweise entsteht das hintere am caudalen Brückenrand. Auf keinen Fall haben die Procricoide der Säuger irgend etwas mit dem gleichnamigen Stücke der Reptilien, einer Abgliederung des Cricoids, zu thun.

Das Cricoid eilt in seiner

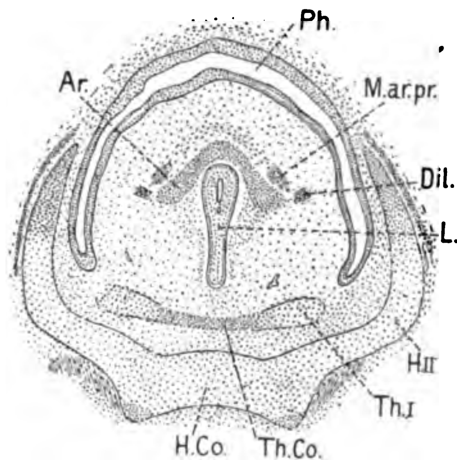


Fig. 73. Echidna. Embryo. Querschnitt durch den oralen Teil des Kehlkopfes und den Pharynx. *Ar.* Arytänoidanlage. *Dil.* Dilatator laryngis. *H.II.* Zweiter Zungenbeinbogen. *H.Co.* Hyoid-Copula. *Th.I.* Erster Thyreoidbogen. *Th.Co.* Thyreoidcopula. *L.* Kehlkopf. *Ph.* Pharynx. *M. ar. pr.* Musc. ary-procricoideus.

---

für Echidna, A. NICOLAS' (1894) und besonders E. KALLIUS' (1897) für die höheren Formen, namentlich den Menschen.

histogenetischen Ausbildung den Arytänoiden und Trachealringen voran. Zu einer Zeit, in welcher letztere noch vorknorpeligen Charakter tragen, besteht im Ringknorpel bereits hyaline Grundsubstanz.

Bei Echidna-Embryonen fiel die große Variabilität der Gestalt des Ringknorpels auf. Konstante Verhältnisse zeigten nur die dem Verlauf der Cartilago lateralis entsprechenden Seitenteile, als die mächtigsten und primitivsten Teile des Skelettstückes. Beim Menschen tritt in der ringförmig geschlossenen vorknorpeligen Cricoidanlage, die am 29. Tage erkennbar ist, die Umbildung in hyalines Knorpelgewebe zuerst in den Seitenteilen auf, etwas später im ventralen Teile des Ringes (40.—42. Tag), zuletzt erst im dorsalen Teil. Dieses Fortschreiten des Differenzierungsprozesses weist auf verschiedene Stadien der phylogenetischen Entwickelung hin, die Seitenteile sind die ältesten Stücke, die zunächst sich nur ventral zusammenschlossen, zuletzt erst auch dorsal in Verbindung treten. Anfänglich ist der dorsale Teil des Ringes schmal, erst allmählich verbreitert er sich zur sog. Platte. In der 7.—8. Woche ist die definitive Form erreicht. Die Thatsache, daß die Ringknorpelplatte sich am spätesten entwickelt, stimmt mit den Ergebnissen der Vergleichung fertiger Zustände überein.

Für die Trachealringe konnte bei Echidna-Embryonen festgestellt werden, daß im vorknorpeligen Zustande ihre dorsalen Enden jederseits auf längere Strecken durch einen vorknorpeligen Strang in Zusammenhang stehen, so daß hier auf das deutlichste der Zusammenhang der Cartilago lateralis erkennbar hervortrat. Auch später, nach dem Auftreten hyaliner Grundsubstanz hängen vielfach die dorsalen Enden der Halbringe noch mit den folgenden oder vorhergehenden Stücken durch Vorknorpel zusammen, der sich stellenweise noch weiter zu Hyalinknorpel umbildet, während er anderwärts der Rückbildung verfällt, so daß die Ringe voneinander frei werden. Nach R. W. PHILIP erfolgt die Ausbildung der Trachealringe cranial früher als caudal.

Von den späteren Erwerbungen des Kehlkopfskelettes besprechen wir zunächst den Epiglottisknorpel und die WRISBERG'schen Knorpel (Cartilagines cuneiformes)[1]).

Nur bei den Säugetieren besteht ein selbständiger Epiglottisknorpel, mit ihm haben die bei den Sauropsiden vorkommenden sogenannten Processus epiglottici des Cricoids nichts zu thun. Der Epiglottisknorpel ist in seinen oberen Partieen der Gestalt der Epiglottisfalte angepaßt. An seiner Basis besitzt er ursprünglich paarigen Bau, indem er in zwei Fortsätze ausläuft (Echidna). Nur dort, wo der Knorpel am oberen Thyreoidrand Anschluß findet und sich ihm anpaßt, oder wenn Rückbildungen der Basis eintreten, fehlt die Paarigkeit. Die paarigen basalen Teile des Knorpels können den Kehlkopfeingang von vorn her umfassen und sich endlich als WRISBERG'sche Knorpel (Cartilagines cuneiformes) abgliedern. Das gesamte Epiglottisskelett besteht aus elastischem Knorpel und erfährt oft weitgehende Rückbildungen.

In der histogenetischen Entwickelung bleibt die Anlage des Epiglottisskelettes etwas hinter den meisten übrigen Bestandteilen des Laryngo-trachealskelettes zurück, wenn sein Auftreten selbst auch nur wenig später erfolgt als das der anderen Stücke; auch zwischen den

1) Vermutlich gehört hierher auch der Knorpel am Eingang des vorderen medianen Ventrikels der Muriden und Arvicoliden.

letzteren bestehen übrigens erhebliche zeitliche Verschiedenheiten in der Entwickelung. Bei Echidna ist die Paarigkeit der Basis von vornherein ausgeprägt (E. GÖPPERT 1901). Es besteht keinerlei Zusammenhang mit anderen Skelettanlagen. Beim Menschen stimmt nach E. KALLIUS bemerkenswerterweise die Anlage des Knorpels, die schon am 29. Tage erkennbar ist, nicht völlig mit der des fertigen Zustandes überein. Sie ist an ihrer Basis verhältnismäßig breiter und reicht etwas in die Plicae ary-epiglotticae hinein. Hier steht sie noch bei einem Embryo der 29. Woche durch starke Bindegewebszüge mit der Anlage des WRISBERG'schen Knorpels in Zusammenhang. So dokumentiert sich noch die Zugehörigkeit der letzteren zum Epiglottisskelett.

Wie der Epiglottisknorpel, so ist auch die Cartilago thyreoides ein für die Säugetiere charakteristischer Teil des Kehlkopfskelettes.

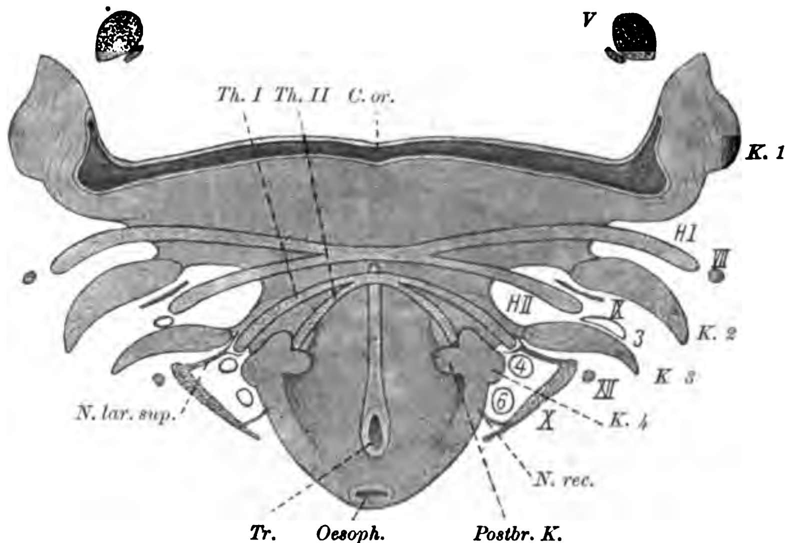


Fig. 74. Echidna-Embryo, Kopfdarm mit den Kiementaschen von der Ventralseite gesehen, nach einem Plattenmodell. Schematische Einzeichnung der Bestandteile der Kiemenbogen. *C. or.* Lumen der Mundhöhle. *H. I* u. *H. II* die Bogen des Zungenbandes. *Th. I* u. *Th. II* die Bogen des Thyreoids. *K. 1—4* die Kiementaschen. *3, 4, 6* die Gefäßbogen. *N. lar. sup.* Nervus laryngus superior. *N. rec.* Nervus recurrens. *V, VII, IX, X, XII* Trigeminus, Facialis, Glossopharyngeus, Vagus, Hypoglossus. *Postbr. K.* postbranchialer Körper.

Die Entwickelungsgeschichte des Thyreoids von Echidna zeigt uns sogleich die Herkunft des Stückes (E. GÖPPERT 1901). Es besteht bei den Monotremen aus einem vorderen und hinteren Bogenpaar, die durch eine Copula zusammengehalten werden. In jungen Entwickelungsstadien zeigt sich, daß der vordere Thyreoidbogen im 4., der hintere im 5. Visceralbogen entsteht, also jeder einen Kiemenbogen darstellt (Fig. 74 *Th. I* u. *Th. II*), gleichartig denen, die weiter vorn zur Bildung des Zungenbeins zusammentreten (*H. I*, *H. II*). Die Copula steht hinter den Bogen, mit denen sie stets kontinuierlich verbunden ist, in der Entwickelung etwas zurück (Fig. 73 *Th. I* u. *Th.—Co.*); bei 2 cm langen Beuteljungen besteht aber das Thyreoid bereits durch-

weg aus hyalinem Knorpel (Fig. 75). Die Entwickelungsgeschichte bestätigt also die von Eug. Dubois (1886) gegebene Ableitung des Thyreoids aus dem 4. und 5. Visceral- (2. und 3. Kiemen-) Bogen. Bei den höheren Formen ist der Aufbau des Thyreoids aus zwei Bogenpaaren in der Ontogenie nur noch andeutungsweise erkennbar.

Am genauesten ist hier die Thyreoidentwickelung beim Menschen durch A. Nicolas und E. Kallius bekannt geworden. Beobachtungen an anderen Formen (Schwein und Schaf) scheinen im wesentlichen übereinstimmende Befunde zu ergeben. Die erste Anlage des Thyreoids, die bei Embryonen von 29 Tagen gerade aufzutreten beginnt, besteht aus zwei median voneinander getrennten Platten, die den Seitenteilen des fertigen Knorpels entsprechen (Fig. 76a *Th.*). An der Stelle des späteren Cornu superius hängt die Anlage kontinuierlich mit der des 2. Zungenbeinhornes zusammen (Fig. 76b, s. auch E. Zuckerkandl 1898), wie es bei niederen Formen auch im fertigen Zustand die Regel ist. Auch darin zeigt die Anlage primitive Verhältnisse, daß sie mit ihrem oberen Teil hinter dem Hyoidkörper lagert. Der gesamte Kehlkopf steht ja embryonal höher als später (s. o.). Endlich scheint embryonal regelmäßig ein Foramen thyreoideum zu bestehen (Fig. 76b). Es dokumentiert den Aufbau der Seitenteile aus den zwei bei Echidna (Fig. 75) noch getrennten Bogen. In gleichem Sinne wurde von Kallius auch die von ihm festgestellte Thatsache gedeutet, daß in der vorknorpeligen Anlage der Seitenteile die Bildung der hyalinen Grundsubstanz jederseits an zwei getrennten Stellen, am oberen und unteren Rande ihren Ausgang nimmt. Durch Ausbildung verdichteten Gewebes werden dann die nunmehr hyalinknorpeligen Anlagen der Seitenteile miteinander in Verbindung gebracht (40.—42. Tag) und verschmelzen hier zunächst in der Gegend des oberen und unteren Randes miteinander. Zwischen beiden Stellen bleibt entsprechend der Ansatzstelle der Stimmbänder noch eine Zeit lang eine Lücke, und hier kommt es erst später

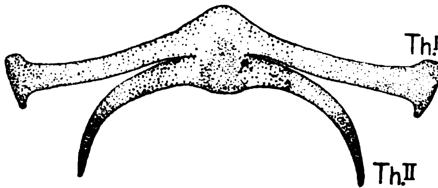


Fig. 75. Echidna. Beuteljunges. Knorpelige Anlage des Thyreoids. Ventralansicht nach einem Plattenmodell. *Th. I* u. *II* Thyreoidbogen.

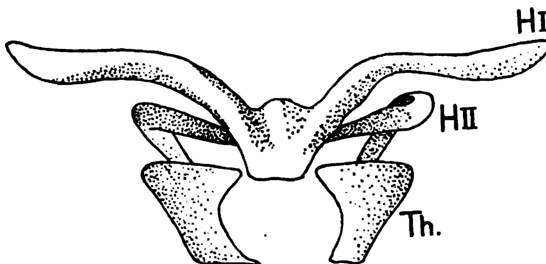


Fig. 76a.

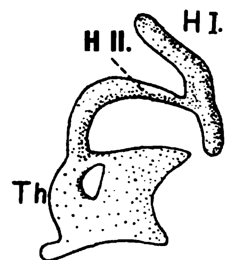


Fig. 76b.

Fig. 76 a u. b. Menschlicher Embryo, 39—40 Tage alt. Vorder- und Seitenansicht des Thyreoids (*Th.*) und des Zungenbeins (*H. I* u. *H. II*) nach E. Kallius.

zur Ausbildung eines isolierten Knorpelkernes (10.—13. Woche; nodule intermédiaire NICOLAS', Fig. 77 *C.*), der in der 16. Woche völlig mit den benachbarten Teilen der Anlage verschmolzen ist. Nach KALLIUS deuten wir dieses „Zwischenstück“ als Homologon der Copula des Monotrementhyreoids, dessen Entwickelung hier wie dort gegen die der Seitenteile zurückbleibt. Es bildet aber nur einen Teil des Mittelstücks des Schildknorpels, indem die Seitenteile oral und pulmonalwärts von ihm unmittelbar miteinander verschmelzen. Endlich sei noch erwähnt, daß während der 10.—12. Woche die Kontinuität zwischen 2. Zungenbeinhorn und Thyreoid gelöst wird, und als Rest derselben nur noch das Corpusculum triticeum im Ligamentum hyo-thyreoideum zurückbleibt.

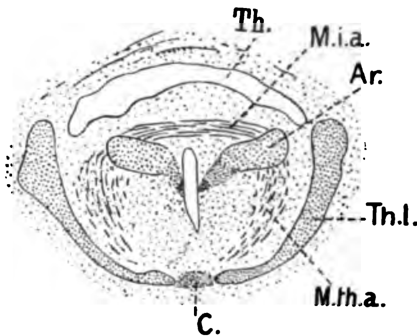


Fig. 77. Menschlicher Embryo, 48 mm lang. Querschnitt durch Kehlkopf und Pharynx *(Ph.)*. Nach NICOLAS. *Ar.* Arytänoid. *Th. I* erster Thyreoidbogen. *C.* Copula (nodule intermédiaire). *M. th.-a.* M. thyreo-arytaenoideus lateralis. *M. i.-a.* M. interarytaenoideus.

In weiter Verbreitung tritt am Kehlkopfskelett und an den Trachealringen der Amnioten Ossifikation ein, die nur die elastisch modifizierten Stücke nie zu befallen scheint. Beim Menschen beginnt die Verknöcherung in der zweiten Hälfte des 2. Jahrzehnts (M. SCHEIER 1901). Ihren Abschluß erreicht sie in verschiedenen Stücken verschieden spät, zum Teil erst jenseits des 70. Lebensjahres bei Weibern später als bei Männern (s. CHIEVITZ 1832).

Unter den Muskeln des Luftweges, denen wir uns jetzt zuwenden, sind die dem Nervus recurrens zugehörigen die ursprünglichsten. Ihnen gesellen sich bei den Amnioten Muskeln anderer Gebiete, teils visceralen, teils spinalen Ursprungs hinzu. Nur die Recurrensmuskeln sollen uns hier beschäftigen. Nach der Funktion unterscheidet man den Dilatator und das System der Konstriktoren.

Auch bei Dipnoern (Protopterus) besitzt der Eingang der Lunge außer einem Sphincter aus glatten Muskelzellen jederseits einen aus quergestreiften Fasern bestehenden Muskel, der jedoch mit den Muskeln der höheren Formen keine unmittelbaren Beziehungen zu haben scheint.

Bei den urodelen Amphibien ist der Dilatator laryngis ein langer, dorsal an der Nackenfascie entspringender Muskel, der den Schlund umgreift, um zum Arytänoid zu gelangen, der somit die Funktion eines Constrictor pharyngis gleichzeitig zu vollziehen imstande ist (Dorsopharyngeus). Die letztere Leistung ist bei höher entwickelten Formen zu Gunsten der anderen aufgegeben, indem der Ursprung des Muskels ventralwärts verlagert ist. Es entspringt von dem hintersten Teil des Zungenbeinapparates, bezw. der Thyreoids, endlich vom Cricoid. Für die Konstriktoren des Larynx läßt sich als ein verhältnismäßig primitiver Zustand die Zusammensetzung aus einem dorsalen und einem ventralen Muskelpaar feststellen; die ursprünglich dorsal und ventral vom Kehlkopf in einer Raphe zusammentreffen und seitlich durch die Arytänoide, an denen sie Befestigung nehmen, voneinander getrennt werden. Sie können mit der indifferenten Bezeichnung von Mm. laryngei dorsales und ventrales belegt werden. Wesentlich gleichartig werden

sie bei Amphibien, Reptilien und Säugetieren angetroffen. Die dorsalen und ventralen Muskeln können um den Rand des Arytänoids herum ganz oder stellenweise miteinander zur Bildung eines nur noch dorsal und ventral unterbrochenen Sphinkters verschmelzen.

Ueber die Herkunft des zur Bildung der Muskeln dienenden Materials wissen wir noch nichts. Ein verhältnismäßig frühes Stadium bei Echidna zeigt eine einheitliche Masse von Zellen auf jeder Seite des Kehlkopfes, in welche hinten der Recurrens eintritt, als Anlage der ganzen Muskelgruppe (E. Göppert 1901).

Aus der Entwickelungsgeschichte des Dilatators der Urodelen ist nur bekannt, daß der bei der Larve ein breites Band darstellende M. dorso-pharyngeus in der Metamorphose eine erhebliche Verschmälerung erfährt und nur mit seinem oralen Teil (Dorso-laryngeus) bestehen bleibt. Bei den Anuren kann man schrittweise verfolgen, wie während der Metamorphose der Ursprung des Muskels allmählich verlagert wird. Der Dilatator entspringt allerdings schon bei der Larve nicht mehr so weit dorsal wie bei den Urodelen, sondern seitlich vom Pharynx. Unter relativer Verkürzung seiner Fasern kommt er dann ganz an die Ventralseite der Pharynx zu liegen und befestigt sich jederseits an dem Processus postero-medialis (Columella) des Zungenbeins, und mit einem Teil seiner Fasern am Cricoid selbst. Diese Befunde zeigen uns unmittelbar einen Teil der Geschichte des Dilatators, speciell der ventralwärts gerichteten Verlagerung seines Ursprungs, welche die Vergleichung der fertigen Zustände schon wahrscheinlich macht. Bei allen höheren Formen scheint die Anlage des Dilatators vom Beginn seiner Differenzierung an, dem Verhalten des fertigen Zustandes zu entsprechen. Die früheren Stadien der phylogenetischen Entwickelung, welche die Vergleichung kennen lehrt und die bei den Anuren auch teilweise ontogenetisch wiederkehren, kommen also, soweit bekannt, bei den Amnioten auch in der Ontogenese nicht mehr zum Vorschein.

Von der Entwickelung der Schließmuskulatur wissen wir, daß schon beim jungen Necturus die zwei Paare von Mm. laryngei anzutreffen sind. Bei den Salamandrinen und bei Siredon sind sie die ersten zur Differenzierung gelangenden Bestandteile des Konstriktorensystems und erst von ihnen aus entwickelt sich jederseits der Halbring des Sphinkters, der sich auch dadurch als eine sekundäre Bildung erkennen läßt. Die Metamorphose bewirkt auch an den Schließmuskeln erhebliche Veränderungen. Bei den Anuren ist nichts mehr von Mm. laryngei in der Ontogenese zu beobachten. Die Anlage der später sehr kompliziert aufgebauten Schließmuskulatur besteht jederseits vom Larynx in einem kleinen Halbring von Muskelfasern. Bei den Sauropsiden ist über die Entwickelung der Schließmuskeln noch nichts bekannt. Unter den Säugetieren ergab sich für Echidna, daß die Schließmuskeln in dem Stadium, in welchem überhaupt distinkte Muskelanlagen erkennbar wurden, im wesentlichen die Anordnung des fertigen Zustandes zeigten (Fig. 73). Man erkennt jederseits die Gliederung in ein dorsales und ventrales Segment, das erstere repräsentiert durch den M. ary-crico = procricoideus (*M. ar.-pr.*), das letztere durch den Thyreo-crico = arytaenoideus lateralis. Das Gleiche gilt für die höheren Säuger; so ist beim menschlichen Embryo von 22 mm (Fig 77) durch A. Nicolas die deutliche Trennung des den beiden Laryngei dorsales homologen M. interarytaenoideus (*M. i.-a*)

(homolog den Mm. ary-procricoidei) von dem ventralen Segment, dem *Thyreo-crico* = arytaenoideus lateralis (*M.th.-a.*) nachgewiesen worden.

Die Darlegung M. FÜRBRINGER's, daß die seitlichen Verbindungen zwischen den dorsalen und ventralen Schließmuskeln, die vielfach bei Placentaliern vorkommen, sekundärer Natur sind, wird also durch die Entwickelungsgeschichte bewiesen und die Rückführung der Säugermuskeln auf die primitivsten Zustände damit ermöglicht.

Es sei hier erwähnt, daß von verschiedenen Seiten die Ansicht vertreten wird, daß ein aus zwei paarigen Hälften sich aufbauender Sphinkter auch ontogenetisch die erste Anlage der Schließmuskeln des Säugetierkehlkopfes bildet (STRAZZA, A. KANTHACK). Dem Autor erscheinen diese Angaben nicht richtig und dringend einer Nachuntersuchung bedürftig.

Auf die Nerven des Kehlkopfes brauchen wir nur kurz einzugehen, da die Darstellung ihrer Entwickelung mit der der übrigen Kopfnerven zusammengehört.

Den Larynx versorgt bei den Amphibien motorisch wie sensibel allein der N. recurrens vagi, bei den Amnioten tritt der Laryngeus superior, bei den Reptilien außerdem noch der Glossopharyngeus hinzu. Bei einer Reihe von Säugetieren wurde noch ein in seiner Morphologie unklarer als Laryngeus medius bezeichneter Vagusast als Kehlkopfnerv beschrieben. Es kommt für uns vor allem auf den Laryngeus superior und den Recurrens an.

Bei Embryonen von Reptilien (Tropidonotus natrix [E. GÖPPERT 1899] und Säugern (Rind A. FRORIEP [1885] und Echidna E. GÖPPERT [1901]) ist nachgewiesen, daß der Laryngeus superior als Ramus posttrematicus im 4. Visceral- (2. Kiemen-Bogen auftritt (Fig. 74 *N. lar. sup.*). J. F. VAN BEMMELEN hatte 1887 den Nerven auf Grund von Untersuchungen an ausgebildeten Reptilien in gleicher Weise gedeutet. Es ist der Ramus branchialis I der Vagus. Zu den Rami branchiales vagi gehört seiner Lagerung nach auch der Recurrens (über seine Deutung s. u.) (Fig. 74, *N. lar. inf.*)

Im Anschluß an die Entwickelungsgeschichte des Kehlkopfes wird noch über die phylogenetische Ableitung seiner Bestandteile Rechenschaft zu geben sein. Wenn wir annehmen dürfen, daß der Luftweg bei den Vorfahren der Landwirbeltiere in unmittelbarer Nähe des Kiemendarms vom Vorderdarm ausging, so ist es von vornherein nicht unwahrscheinlich, daß sein primitives Skelettstück, die Cartilago lateralis, und damit deren Differenzierungsprodukte [s. o. S. 88] dem Kiemenskelett entstammten. C. GEGENBAUR (1892) leitete sie von einem letzten Kiemenbogen ab. Selbständig geschah das Gleiche durch H. H. WILDER (1892) wenigstens für die Arytänoide. Der 5. Kiemenbogen, (7. Visceralbogen) der schon bei der Mehrzahl der Fische seiner ursprünglichen Bedeutung mehr oder weniger entfremdet ist, schien hier in erster Linie in Betracht zu kommen, bis L. DRÜNER's (1901) Untersuchungen an Salamandrinenlarven es höchst wahrscheinlich machten, daß ein späterer Bogen, vielleicht der 6. hinter dem Hyoid, den Anschluß an den Luftweg erfahren hat.

Die Begründung dieser Ableitung der Cartilago lateralis beruht nicht auf der Entwickelungsgeschichte, sondern darauf, daß die ihr zugehörigen Kehlkopfmuskeln sich als Wiederholungen typischer Kiemenmuskeln erweisen lassen. Das gilt vor Allem für den Dilatator (Dorso-pharyngeus und den Laryngeus ventralis) (H. H. WILDER). Auch der primitive Nerv des Luftweges der Recurrens gehört zu den Rr. brachiales vagi, wenn

er auch nicht einem einzelnen Ast entspricht, sondern mehrere in sich vereinigt (etwa den 6. und 7.) (L. DRÜNER).

Jenseits der urodelen Amphibien beginnt der Kehlkopf sich weitere Teile des Visceralskeletts dienstbar zu machen. Es ist sehr wohl möglich, daß bei den Vorfahren des Säugetiere ein weiteres Kiemenbogenpaar sich der Vorderwand der Larynx anschloß und zu der Epiglottisfalte Beziehung gewinnend, zum Epiglottisknorpel wurde (C. GEGENBAUR 1892). Ob es sich hier um das 4. oder um ein späteres Kiemenbogenpaar handelte, möge dahin gestellt bleiben. Als feste Unterlage für den Kehlkopf finden dann in weiter Verbreitung andere Abschnitte des Visceralskeletts Verwendung, so bei den Anuren und Reptilien Teile des Zungenbeins, bei den Säugern endlich der 2. und 3. Kiemenbogen samt Copula im Thyreoid (EUG. DUBOIS). Daß hierbei der Kehlkopf eine oralwärts gerichtete Verschiebung erfuhr, ergiebt sich auch aus der Beteiligung eines bei den Amphibien ihm noch fehlenden Nerven, an seiner Versorgung, des N. laryngeus superior, der dem 2. Kiemenbogen (4. Visceralbogen) zugehört, und des Glossopharyngeus (1. Kiemenbogen) (bei Reptilien). Schon bei den Sauropsiden bahnt sich gleichzeitig mit dem Auftreten eines Gaumens der Anschluß des Kehlkopfes an den Ductus naso-pharyngeus an, der seine größte Vollkommenheit bei den Säugern erreicht, im Zusammenhang mit Besonderheiten in der Nahrungsaufnahme, aber innerhalb dieser Klasse, beim Menschen, wieder aufgegeben wird. Nur embryonal tritt er noch in Erscheinung (s. S. 87).

Eine besondere Erwerbung der Vögel bildet der untere Kehlkopf (von HUXLEY Syrinx genannt) als Syrinx trachealis, tracheo-bronchialis und bronchialis ausgebildet. Ueber seine Entwickelung ist durch L. WUNDERLICH (1884) für Fringilla domestica festgestellt, daß die zur sog. Trommel zusammentretenden unteren Trachealringe anfangs sich nicht von den übrigen Trachealknorpeln unterscheiden. Die Verknöcherung der Luftröhrenknorpel beginnt erst nach dem Ausschlüpfen des jungen Tieres. Ueber die Entwickelung der Muskulatur der Syrinx ist nichts Näheres bekannt. Ihre Innervation (Plexus cervicalis) weist sie dem Rectussystem des Halses zu.

c) Die weitere Entwickelung der Lunge.

Wir verließen oben die Lungenanlagen auf einem sehr frühen Entwickelungsstadium und müssen nun ihre weitere Ausbildung zur Darstellung bringen.

Die vergleichende Anatomie lehrt uns eine große Reihe verschiedener Organisationsstufen der Lungen kennen, die wir kurz betrachten müssen, um die Ontogenese richtig beurteilen zu können. Das Prinzip, welches dem Fortschritt im Bau zu Grunde liegt, ist die Vergrößerung der respiratorischen Oberfläche durch centripetal einspringende Leisten oder Septen, die als Träger der Blutgefäße dienen. Dadurch entsteht zunächst in den peripheren Teilen des Lungensackes ein System größerer oder kleinerer Krypten, die mit dem centralen Hauptraum weit kommunizieren. Wir finden eine reiche derartige Ausstattung der Lungen bereits bei den Dipnoern (vergl. B. SPENCER 1898), in einem Verhalten, das an die Struktur der Schwimmblase von Lepidosteus erinnert und ferner in verschiedenen Zuständen bei den Amphibien. Die in das Innere ein-

springenden Scheidewände lassen hier einen centralen Raum frei, der als Zuleitungsrohr der Luft für die respiratorischen Kammern dient. Mit der höheren Ausbildung der Lunge ergiebt sich auch eine schärfere Sonderung einer extrapulmonalen Bronchusstrecke. Unter den Reptilien gewinnen die Lungen eine hohe Organisationsstufe, namentlich bei Varaniden, bei den Cheloniern und Krokodilen. Innerhalb des Septensystems erheben sich an bestimmten Stellen in streng gesetzmäßiger Anordnung einzelne Scheidewände zu erheblicherer Größe, teils quer, teils longitudinal zur Längsachse der Lunge gestellt. Sie grenzen größere Kammern ab, deren Wand wiederum mit kleinen Septen besetzt ist. Die einwärts sehenden Ränder der größeren Septen begrenzen den centralen Raum des Lungensackes, der sich nunmehr als Stammbronchus darstellt. Die gleichen Vorgänge, welche zunächst zur Bildung der Stammbronchien führten, spielten sich bei anderen Formen auch in den größeren Kammern ab. Die hier ursprünglich vorliegenden weiten Säcke sind durch Vergrößerung ihrer Septen in eine Reihe kleinerer Kammern zerlegt, nur der centrale Teil ihres Raumes bleibt einheitlich und bildet damit einen Seitenbronchus. Indem sich dieser Vorgang der Abkammerung noch mehrmals wiederholt, ist die Folge eine enorme Vergrößerung der Oberfläche bei fortgesetzter Verengerung des Kanalsystems und die allmähliche Herausbildung eines komplizierten Bronchialbaumes. Vom extrapulmonalen Bronchus aus rücken dann allmählich auch Skelettelemente in die Wandung der intrapulmonalen Bronchien ein (vergl. besonders A. Milani 1894 und 1897).

Die Lungen der Warmblüter erscheinen nur als in verschiedener Richtung durchgeführte Weiterbildungen des auch bei Reptilien vertretenen Systems, wenn es auch nicht gelingen mag, bestimmte Ausgangszustände für sie zu entdecken.

Bei den Vögeln, deren Lungen sich innig der hinteren Thoraxwand anschmiegen, führt der extrapulmonale Bronchus jederseits in einen die Lunge ganz durchsetzenden Stammbronchus (Huxley's Mesobronchium, Hauptluftgang F. E. Schulze's). Von ihm gehen eine größere Anzahl dorsaler Seitenäste aus (Huxley's Ekto- und Entobronchien). Unter den ventralen Seitenästen kann ein ventro-lateral laufender Bronchus besonders mächtige Entwickelung zeigen. Die Seitenäste können noch weiter verzweigt sein. Von ihnen entspringen endlich die sogenannten Lungenpfeifen (Parabronchien) unter annähernd rechtem Winkel, die dicht nebeneinander stehend die Hauptmasse des Lungenparenchyms ausmachen und ihrerseits wieder mit den der Respiration dienenden Krypten und Alveolen besetzt sind. Zwischen den Parabronchien der gleichen und der benachbarten Seitenbronchien bestehen vielfache Anastomosen (vgl. auch M. Bär 1896, auch für die Litteratur der Vogellunge).

Eine Besonderheit des Vogelkörpers sind die Luftsäcke, welche an der Ventralseite der Lunge mit dem Stammbronchus und einer Anzahl der größeren Seitenbronchen durch in der Regel 5 Ostien in Verbindung stehen und eine ungemein wichtige Rolle für den Atemmechanismus spielen [1]).

Die Säugetierlunge durchzieht gleichfalls ein Stammbronchus, vom dem in streng gesetzmäßiger Weise reich verzweigte Seitenäste

1) Die Litteratur über die Luftsäcke findet sich bei Bertelli sorgfältig zusammengestellt. Vgl. außerdem H. Strasser (1877) und M. Bär (1896).

ausgehen (CH. AEBY 1880). Die stärksten derselben sind nach ihrem Abgang und ihrem Gebiet als ventrale oder ventro-laterale Bronchien zu bezeichnen (Bronches externes). Jedem von ihnen entspricht ein dorsaler Ast (Br. postérieure). Der erste derselben versorgt beiderseits die Lungenspitze (apicaler Br. nach A. NARATH). Das Gebiet eines Ventral-und Dorsalbronchus stellt ein Stockwerk (Geschoß) der Lunge vor. Zu jedem dieser Stockwerke gehören noch Nebenbronchien, ventrale (Br. accessoires antérieures) und dorsale (dorso-mediale [dorso-internale, auch interne] Aeste). Einen ventralen Nebenbronchus stellt der sogenannte infracardiale Bronchus dar (= Bronchus cardiacus), der den zwischen das Pericard und das Diaphragma sich einschiebenden Teil der Lunge (meist nur rechts entwickelt) versorgt.

Ueber die Ausgestaltung der Amphibienlungen ist nichts Genaueres bekannt, der Darstellung C. GEGENBAUR's in seiner vergleichenden Anatomie (Bd. II, 1901) entnehmen wir nur, daß bei jungen Salamandern die Buchtungen des Lungensackes in auffallend regelmäßiger Anordnung auftreten als Längsreihen von Alveolen, die durch longitudinale gegen das Lumen einragende Streifen von einander geschieden werden.

Für die Reptilien fehlen uns Untersuchungen gerade über die Entwickelung der kompliziertesten Lungen (der Varaniden, Schildkröten, Krokodile). Nur für Lacerta, eine Form mit verhältnismäßig einfach gebauter Lunge, zeigte C. K. HOFFMANN (1890), daß die embryonale Lunge anfänglich einen glattwandigen Sack darstellt, von dessen Wänden später Leistenbildungen ausgehen, die in das Lumen einragen und die peripheren Buchtungen des Lungensackes begrenzen.

Bei Vögeln und Säugetieren erfolgt die Oberflächenvergrößerung durch seitliche Sprossung des primitiven Lungensackes, der außerhalb des Bereichs der Sprossung gelegene Teil des Schlauches wird zum extrapulmonalen Teil des Bronchus.

Für die Vögel verdanken wir bereits H. RATHKE (1828) im wesentlichen richtige Beobachtungen, die durch E. SELENKA (1866) (Hühnchen) und J. ZUMSTEIN (1900) (Ente) vervollständigt wurden. Für die Entwickelung der Luftsäcke (Huhn) im besonderen kommt die Arbeit von J. BERTELLI (1899) in Betracht. Das primitive Lungensäckchen enthält, umgeben von reichlichem mesodermalen Gewebe, ein langgestrecktes epitheliales Rohr, die Anlage des Stammbronchus (Mesobronchium), das terminal bereits am 5. Bebrütungstage eine Erweiterung zeigt, die Anlage des abdominalen Luftsackes, der sich bald bläschenartig über die Oberfläche des Organs erhebt. Am 5. Tage beginnt der Stammbronchus bereits Seitenäste in das mesodermale Gewebe der Lungenanlage zu treiben, die bis zum 7. Tage in größerer Anzahl in Erscheinung treten. Ihre Entwickelung erfolgt ohne jede Anteilnahme des Endes des Stammbronchus. Zwischen den zuerst auftretenden können andere (sekundäre) hervorsprossen. Aus Seitenbronchien, resp. der weiteren Verästelung derselben wachsen endlich die Lungenpfeifen (Parabronchien) hervor, die untereinander in ausgedehntestem Maßstabe Anastomosen eingehen. Ein Teil der Seitenbronchien oder ihrer Aeste erfährt ähnlich wie das Ende des Stammbronchus eine terminale Erweiterung und bildet die Anlagen der übrigen Luftsäcke, die Mitte des 11. Bebrütungstages sämtlich an der

Oberfläche der Lunge hervortreten. Unter Benutzung der Verbindungen der Lungen mit der Nachbarschaft überschreiten sie den Bereich der Leibeshöhle. Ihr Eindringen in Skeletteile erfolgt aber erst um vieles später, in einer Zeit, da das Skelettwachstum fast abgeschlossen ist.

Die genauere Entwickelung des Bronchialbaumes ist durch J. Zumstein bei der Ente dargelegt. Die wichtigsten Aeste entstehen an der Dorsalseite des Stammbronchus in Dreizahl, sie werden als primäre Zweige bezeichnet. Zwischen dem 2. und 3. derselben entstehen dann etwas später 2, jenseits des 3. primären Astes eine größere Anzahl (8—9) sogenannter sekundärer Dorsalzweige.

Der 1. und 2. primäre sowie der 1. und 2. sekundäre Bronchus stellen die Entobronchien vor, welche die medialen Teile der Lunge versorgen. Der mächtigste ist der erste. Die folgenden Dorsaläste lassen die lateralen Teile der Lunge entstehen, bilden also das System der Ektobronchien.

Nach dem Auftreten der dorsalen Primäräste läßt auch die Ventralseite das Stammbronchus Aeste hervorgehen, von denen einer ventrolateral ziehend größere Ausbildung gewinnen kann, so daß der Anschein einer Gabelung des Stammbronchus entsteht.

Endlich treten auch jenseits des 3. Primärbronchus, abgesehen von den sekundären Dorsalbronchen (Ektobronchen), am Stammbronchus allseitig kleinere Seitenäste auf.

Was nun endlich die Luftsäcke anlangt, so geht der abdominale Luftsack aus dem Ende des Stammbronchus, der hintere diaphragmatische Sack aus dem großen ventralen Seitenzweig hervor. Den vorderen diaphragmatischen Sack bildet ein Ast des zweiten, den cervicalen ein Ast des ersten Primärbronchus (Entobronchium), den interclavicularen Sack endlich ein weiterer Ast des zweiten Primärbronchus.

Die Entstehung der Luftsäcke zeigt, daß es sich um Bildungen handelt, die phylogenetisch an einer bereits hoch differenzierten Lunge mit einem komplizierten Kammersystem sich herausgebildet haben.

Oben schilderten wir die Anlage der Lungen der Säugetiere bis zu dem Augenblick, in welchem die primären Lungensäckchen entstanden waren und caudal- und dorsalwärts auswuchsen. Sie umgreifen dabei zusammen hufeisenförmig die Vorderdarmanlage. Das rechte übertrifft an Größe das linke. Beide beginnen in dem sie umhüllenden reichlichen Mesodermgewebe sich zu verästeln, beim menschlichen Embryo bereits in der 4. Woche (W. His; s. p. 85)[1]).

Den Hauptvegetationspunkt bildet das Ende des primitiven Lungenschlauches. Von ihm gehen als laterale, später latero-dorsale Sprossen successive die Anlagen der ventralen Seitenbronchien aus, während es selbst weiterwächst. So entsteht ein einheitlicher Stammbronchus, von dem Seitenäste abgehen (Fig. 82). Sein Ende, der Vegetationspunkt, stellt die Stammknospe vor (Fig. 78—81 *S.K.*

In gleicher Weise wachsen und verästeln sich auch die Seitenbronchien, wenigstens anfänglich, von ihren Endknospen aus. Es entstehen aber unzweifelhaft eine ganze Anzahl von Bronchien ohne Be-

1) Ueber die Ausgestaltung des Bronchialbaums s. die Arbeiten von W. His, d'Hardiviller, Narath, Robinson, Willach.

teiligung einer wachsenden Endknospe, indem von einem Bronchus neben bereits entwickelten Aesten selbständige Zweige hervorsprossen, wie wir das schon bei den Vögeln sahen. Das gilt für die Mehrzahl der dorsalen Bronchien und die sog. dorsalen und ventralen Nebenbronchien.

Nach NARATH handelt es sich bei den dorsalen Bronchien um Aeste, die eigentlich den ventralen Bronchien zugehörten und von diesen auf den Stammmbronchus abgegeben wurden. Aehnlich faßte schon AEBY die Nebenbronchien als Aeste der dorsalen oder ventralen Bronchien auf, die ihren Ursprung verschoben haben.

Die Reihenfolge im Auftreten der Seitenbronchien ist eine ganz bestimmte. Als erster Ast kommt beiderseits der erste Ventralbronchus (V_1.) zur Entstehung, bald darauf rechts als erster Dorsalast, der apicale Bronchus *Ap.* und der infracardiale Ast (*I.*) [letzteres wenigstens bei vielen Arten (Fig. 78)] NARATH zeigte, daß diese drei an ihrem Ursprung

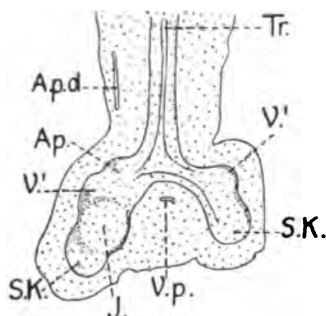


Fig. 78.

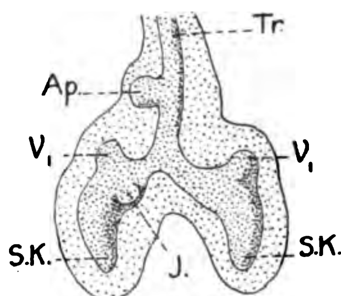


Fig. 79.

Fig. 78. Kaninchen. Embryo, $7^1/_2$ mm. Vorderansicht der aufgehellten Lunge nach NARATH. Bezeichnung für diese und die folgenden Figuren: *A. p. d.* oder *s.* Arteria pulmonalis dext., sinist. *V.* Ventralbronchien. *V.p.* Vena pulmonalis. *D.* Dorsalbronchien. *I.* Infracardialbronchus. *A.p.* Apicalbronchus. *Tr.* Trachea. *S.K.* Stammknospe.

Fig. 79. Schaf. Embryo. Vorderansicht der aufgehellten Lunge. Nach D. A. D'HARDIVILLER. Bez. s. Fig, 78.

innig verbunden sein können (so bei Echidna) und eng zusammengehören. Der apicale Bronchus ist der erste der Reihe der Dorsalbronchien, der Infracardialbronchus ein ventraler Nebenbronchus des ersten Ventralbronchus. Daß bei bestimmten Formen der Infracardialbronchus zum zweiten, sogar dritten Ventralbronchus als Nebenbronchus gehört, geht aus NARATH's vergleichenden Untersuchungen hervor.

Etwas später (Fig. 80) geht links und zwar vom ersten Ventralbronchus der Apicalast (*Ap.*, erster Dorsalbronchus) hervor, der dem gleichbezeichneten Ast der rechten Seite entspricht. Ueberhaupt bleibt zunächst die linke Lunge etwas in der Entwickelung hinter der rechten zurück, ein Verhältnis, das sich später, wie schon W. HIS zeigte, umdrehen kann. Jetzt sind auf beiden Seiten die Hauptzweige des obersten Lungenstockwerkes angelegt.

Zu erwähnen ist, daß in denjenigen Ordnungen, bei denen der apicale Bronchus trachealen Ursprungs ist, seine Anlage gleich an der entsprechenden Stelle der Trachea auftritt (Fig. 79 *Ap.*) [D'HARDIVILLER], daß es sich hierbei um eine Verschiebung handelt, läßt sich vergleichend-anatomisch aber nicht entwickelungsgeschichtlich beweisen.

Weiterhin sprossen nacheinander die folgenden Ventralbronchien hervor (Fig. 80, 81 *V.*) und etwas später als jeder derselben der zu-

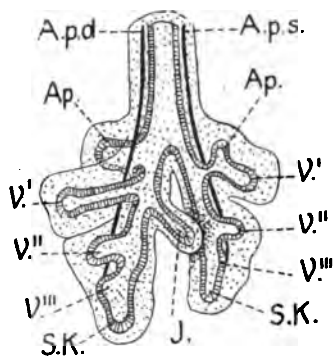


Fig. 80.

Fig. 80. Kaninchen. Embryo. Vorderansicht der aufgehellten Lunge. Nach NARATH. Bez. s. Fig. 78.

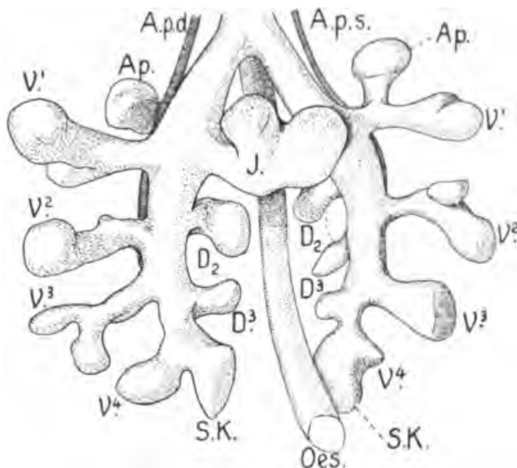


Fig. 81.

Fig. 81. Echidna. Embryo. Bronchialbaum, von vorn gesehen. Nach NARATH. *Oes.* Oesophagus. Bez. s. Fig. 78.

gehörige dorsale Bronchus (D.), später als die letzteren endlich die dorsalen und die ventralen Nebenbronchien. Nachdem eine bestimmte Anzahl von Ventralbronchien abgegeben ist (beim Kaninchen 6), hört der Wachstumsprozeß auf, und die Stammknospe verzweigt sich noch in unregelmäßiger Weise.

Die Art des Wachstums des Bronchialbaumes (vergl. auch das Referat von M. LÜHE 1901) ist Gegenstand einer lebhaften Diskussion geworden. Nachdem anfänglich angenommen worden war, daß jeder embryonale Bronchialast sich sowohl terminal wie durch Aussendung von Seitenästen verzweigt, trat zuerst KÜTTNER (1876) mit der Ansicht hervor, daß das Wachstum nur durch seitliche Sprossung erfolgt, das Ende der Bronchialanlage aber ungeteilt weiterwachse, das Wachstum sei also monopodisch. Wenn Seitenzweige so stark werden wie das Stammende, so kann der Charakter der Monopodie verwischt und an eine Dichotomie erinnert werden. Ist das Wachstum nun wirklich nur monopodisch, oder spielen auch dichotomische Sprossungen eine Rolle? Es steht jetzt wohl unzweifelhaft fest, daß die ersten Verästelungen des Stammbronchus monopodialen Charakter tragen, darin ist sich die Mehrzahl der neueren Untersucher einig (W. HIS, D'HARDIVILLER, A. NARATH, WILLACH). Tritt nun nicht aber in den weiteren Verästelungen die Dichotomie in ihr Recht, die von NARATH und WILLACH auf das schärfste

bekämpft wird? In der That scheint es sicher zu sein, daß dichotomische Verästelungen auftreten (W. His, d'Hardiviller), nur ist bisher nicht festzustellen, wo die Monopodie aufhört und die Dichotomie einsetzt. Es scheint ebenso unrichtig, allein Monopodie anzunehmen und alles, was dichotomisch sich zu teilen scheint, als verkappte

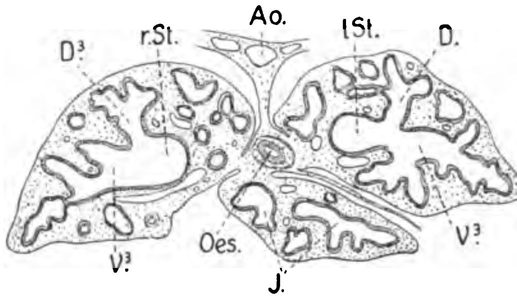


Fig. 82. Echidna. Embryo. Querschnitt durch das dritte Stockwerk beider Lungen. Nach Narath. *r.* u. *l. St.* rechter resp. linker Stammbronchus. *Ao.* Aorta. *Oe.* Oesophagus. Sonst. Bez. s. Fig. 78.

Monopodie anzusehen, wie es falsch ist, die Monopodie durch die Einführung des Begriffes der inäqualen oder sympodialen Dichotomie aus der Welt zu schaffen, wie es bei Robinson und neuerdings ähnlich bei Justesen geschieht. Ein monopodiales Wachstum schafft einer Bronchialstrecke subordinierte Seitenzweige, die Dichotomie einander koordinierte Abschnitte. Für beiderlei Beziehungen einzelner Lungenteile zu einander giebt es genügend Beispiele schon im Aufbau der einfacher gebauten Lungen der Reptilien.

Vergleichen wir jetzt noch die Art der Ontogenese des Bronchialbaumes von Vögeln und Säugern mit dem Bild das uns die vergleichende Anatomie von der phylogenetischen Entwickelung der Lunge ergab, so scheint hier ein gewisser Gegensatz zu bestehen. Der ontogenetische Ausbau der Lunge erfolgt durch eine centrifugale Verästelung, der phylogenetische durch eine Zerlegung eines einheitlichen Hohlraumes mittels fortgesetzter centripetal gerichteter Septenbildung. In der That handelt es sich in der Ontogenese aber nur um eine Beschleunigung und Vereinfachung der Entwickelung. Die Lungenanlage wächst nicht erst zu einem weiten, langen Schlauch heran, der dann erst abgekammert wird, wie man nach Kenntnis der fertigen Zustände denken könnte, sondern die Herstellung der Komplikation beginnt gleichzeitig mit dem Auswachsen der Anlage, und die Vergrößerung des Binnenraumes präsentiert sich infolgedessen als Sprossung. Daß dabei auch dem mesodermalen Teil der Anlage eine wichtige Rolle zufällt, scheint sicher zu sein.

Die größeren Aeste des Bronchialbaumes machen sich auch an der Oberfläche der ganzen Lungenanlage als Vorwölbungen bemerkbar. Jedem Ventralbronchus entspricht zunächst ein größerer Bezirk der Oberfläche, der von den benachbarten Gebieten durch schräg dorso-ventral gerichtete Furchen, die Hauptfurchen, abgegrenzt wird. Die Hauptfurchen scheiden äußerlich die sog. Stockwerke der Lunge gegeneinander ab. In jedem Geschoß grenzt sich wieder ein dorso-medialer Abschnitt durch eine Nebenspalte gegen einen ventro-lateralen ab, der letztere ist das eigentliche Gebiet des Ventralbronchus, das dorsale Stück dasjenige des zugehörigen Dorsalbronchus. Diese äußere Gliederung der Lunge geht mit dem weiteren Wachstum zum großen Teil verloren, sie kann sogar

ganz schwinden. Im allgemeinen besitzt die rechte Lunge eine reichere Lappung als die linke. Ganz besonders häufig erhält sich von den embryonalen Hauptfurchen allein die erste und bildet dann die Abgrenzung des ersten Stockwerkes der Lunge vom Lungenstamm, dem sog. Unterlappen. Sehr oft, namentlich rechts, bleibt auch die Nebenspalte des ersten Stockwerkes erhalten und zerlegt dasselbe in den Ober- und Mittellappen. Fehlt die letztere Gliederung auf der linken Seite, wie es sich beim Menschen in der Mehrzahl der Fälle trifft, so entspricht der sog. linke Oberlappen dem rechten Ober- und Mittellappen zusammengenommen. Das Bestehenbleiben anderer Hauptspalten ist seltener. Als eine Abgliederung des ersten oder auch zweiten Stockwerkes meist nur der rechten Seite stellt sich der infracardiale Lappen dar. Auch beim Menschen ist sein Gebiet nachweisbar, sein Bronchus scheint hier als Nebenbronchus dem 2. Ventralbronchus zuzugehören. (Ueber die Entstehung der Gliederung der Lunge s. A. NARATH 1901.)

Die letzten Entwickelungsvorgänge spielen sich in der Lunge der Monotremen und Marsupialier erst nach der Geburt ab (Echidna, s. NARATH, Didelphys, s. SELENKA). Der erste Atemzug des Neugeborenen erweitert die Enden des noch sehr unvollständig ausgebildeten Bronchialbaumes und dehnt sie zu weiten Räumen aus. Die Fertigstellung des Kanalsystems erfolgt nach NARATH auf dieselbe Weise wie seine erste Anlage durch Sprossung, während SELENKA geneigt ist, eine fortgesetzte Septenbildung als den Weg zur Herstellung der definitiven Enden des Bronchialbaumes anzunehmen. Ein wesentlicher Unterschied scheint zwischen diesen beiden Ansichten nicht zu bestehen.

Bei den Placentaliern sind vor der Geburt bereits die letzten Enden der Luftkanäle bis zu den Endbläschen hin ausgebildet und bedürfen nun noch der Erweiterung durch den ersten Atemzug. Das Epithel der Alveolargänge und Endbläschen hat bereits ganz niedrige Form (STIEDA), so daß es bei der ersten Inspiration nur wenig abgeflacht zu werden braucht, um die definitive Gestalt zu erlangen. Daß ein Teil seiner Zellen dabei ihre Kerne einbüßen und zu kernlosen dünnen Platten werden, sei nur kurz erwähnt. Das mesodermale Gewebe der Lungenanlage hat im Laufe der Entwickelung das Material für das gesamte Bindegewebe, die bronchialen Knorpel, die Muskelzellen der Lunge geliefert. Bemerkenswert ist, daß die Hauptmasse der elastischen Fasern erst nach der Geburt im Laufe der ersten Monate zur Differenzierung gelangt (LINSER).

Eine besondere Betrachtung verdient jetzt nur noch die Entwickelung der Blutgefäße (W. HIS und A. NARATH). Die Anlagen der Lungenvenen sind bereits bei 11 mm langen menschlichen Embryonen und 11-tägigen Kaninchenembryonen nachweisbar. Die Stammvenen liegen an der ventro-medialen Seite des Stammbronchus, später zwischen den dorsalen und ventralen Nebenbronchien, gegenüber der Stammarterie. Sie werden zunächst von einem einheitlichen Stämmchen an der Bifurkation der Trachea aufgenommen und dem Herzen zugeführt. Der erste größere Ast ist die Vene des Obergeschosses, die noch in den unpaaren Stamm mündet. Indem der unpaare Stamm der Vena pulmonalis in die Vorhofswand allmählich einbezogen wird, kommt zunächst die Obergeschoßvene zu selbständiger Mündung. Geht die Einbeziehung, wie es bei den Primaten und dem Menschen der Fall ist, weiter, so bekommt schließlich auch der Rest der Stammvene selbst eine eigene Mündung.

Gleichzeitig mit den Lungenvenen treten auch die Lungenarterien in Erscheinung (Kaninchen 11. Tag nach A. NARATH). Sie gehen von den ventralen Teilen der 6. Aortenbogen caudalwärts zur Nachbarschaft der Lungensäckchen, wo sie sich in feine Aeste auflösen. Da in der Nähe der ersten Sprossen der Stammknospe nur kleine Gefäßästchen angetroffen werden, ist es ausgeschlossen, daß die Anordnung der Bronchialzweige von den Lungenarterien in irgend einer Weise beeinflußt wird. In etwas älteren Stadien (12. Tag) findet man die Arterie jederseits neben der Trachea, weiter unten an der lateralen Seite des Bronchialrohres, von dem sie sich etwas entfernt hält. Dabei entspringen die ersten Ventralbronchien an ihrer Ventralseite, der rechte Apicalbronchus medial von ihr (Fig. 78). Später schmiegt sich die Arterie dem Bronchialrohr inniger an und lagert sich dabei meist zwischen die dorsalen und ventralen Bronchien ein (Stammarterie) (Fig. 80). Nur der erste Dorsalbronchus der linken Seite der apicale, kommt zur Arterie anders zu liegen, da er sich erst spät und vom ersten Ventralbronchus aus entwickelt (Fig. 80 und 81). In Fällen, in denen er am Stammbronchus selbst entsteht, ist seine Lagerung zur Arterie genau die des apicalen Bronchus der rechten Seite (D'HARDIVILLER).

Während anfangs die Pulmonalarterien parallel zur Trachea steil in die Lunge hinabsteigen, ändert sich das mit der Ausbildung des Pulmonalisstammes und dem Herabsteigen des Herzens. Die Pulmonalarterien werden durch letzteres von der Trachea ventralwärts abgebogen und vom Herzen mitgenommen. Von dem bei verschiedenen Tieren verschiedenen Grade des Descensus cordis hängt es ab, ob die Arterie höher oder tiefer den Stammbronchus erreicht, um ihn zu kreuzen und sich ihm lateral anzuschließen. Man kann also wohl einen eparteriellen und hyparteriellen Teil eines Stammbronchus unterscheiden. Infolge der Verschiedenheit in der Lagebeziehung zwischen Bronchus und Arterie ist es aber unmöglich, eine ep- und hyparterielle Strecke des Bronchus als homologe Stücke innerhalb der Tierreihe zu betrachten und danach auch die Aeste der Stammbronchien zu klassifizieren, wie es CH. AEBY in seiner im übrigen so verdienstvollen Arbeit gethan hat. Die Beurteilung der Bronchien nach ihrer Lagerung zur Stammarterie ist auch im übrigen infolge der weitgehenden Variationen im Verlauf der Arterie nicht möglich (A. NARATH).

AEBY glaubte, daß ursprünglich jeder Lunge ein eparterieller Bronchus zukam, welchem er die übrigen Bronchien als hyparterielle gegenüberstellte. Auf der eparteriellen Stammbronchusstrecke der linken Seite fehlt nun meist ein Bronchus, in einzelnen Fällen fehlt ein solcher auf beiden Seiten. AEBY sah hierin den Ausdruck einer Rückbildung eines Teiles der Lunge. Es ist vor allem das Verdienst NARATH's, dieser Auffassung den Boden entzogen zu haben. Der eparterielle Bronchus AEBY's ist der erste Dorsalbronchus (apicaler Bronchus). Das Homologon des AEBY'schen eparteriellen Bronchus ist bei allen Lungen in diesem apicalen Ast vorhanden. Mag er eparteriell oder hyparteriell entspringen, ventral oder dorsal von der Arterie liegen, mag er vom Stammbronchus, einem Seitenbronchus, oder sogar von der Trachea ausgehen, ist für diese Beurteilung nebensächlich[1]). Für eine Rückbildung ganzer Teile der

1) Diese Auffassung der eparteriellen Lage von Bronchien verdanken wir einer Reihe von Forschern, unter denen A. NARATH (1892, 1896, 1901) bereits oben

Lunge endlich, die nach AEBY's Vorstellung bald einseitig, bald beiderseitig erfolgt sein müßte, spricht keine entwickelungsgeschichtliche Erfahrung.

Litteratur

über die Entwickelung von Larynx, Trachea und Syrinx.

Arnold, Fr. *Handbuch der Anatomie des Menschen. Bd. II. Freiburg 1851.*

Bemmelen, J. F. Van. *Beiträge zur Kenntnis der Halsgegend bei Reptilien. I. Anat. Teil. 1887.*

Chievitz. *Untersuchungen über die Verknöcherung der Kehlkopfknorpel. Arch. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1882.*

Corning, H. K. *Ueber die Entwickelung der Kopf- und Extremitätenmuskulatur bei Reptilien. Morphol. Jahrb. Bd. XXVIII. 1899.*

Drüner, L. *Studien zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskeln der Urodelen. Zool. Jahrb. Bd. XV. 1901.*

Dubois, Eug. *Zur Morphologie des Larynx. Anat. Anz. Bd. I. 1886.*

Exner, S. *Die Innervation des Kehlkopfes. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Bd. LXXXIX. III. Abt. Jahrg. 1884.*

Fleischmann, G. *De chondrogenesi asperae arteriae et de situ oesophagi abnormo nonnulla. Erlangen 1820.*

Froriep, A. *Ueber die Anlagen von Sinnesorganen am Facialis, Glossopharyngeus und Vagus und über die Bedeutung des Hypoglossus. Arch. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1885.*

Fürbringer, M. *Beitrag zur Kenntnis der Kehlkopfmuskulatur. Jena 1875.*

— *Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. II. Allgemeiner Teil. Amsterdam—Jena 1888. S. 1087. Syrinx.*

Ganghofner, F. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Kehlkopfes. Zeitschr. f. Heilk. Bd. I. 1880.*

Gegenbaur, C. *Die Epiglottis. Vergleichend-anatomische Studie. Leipzig 1892.*

— *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. Bd. II. Leipzig 1901.*

Göppert, E. *Ueber die Herkunft des Wrisberg'schen Knorpels. Morph. Jahrb. Bd. XXI. 1894.*

— *Die Kehlkopfmuskulatur der Amphibien. Ibidem. Bd. XXII. 1894.*

— *Der Kehlkopf der Amphibien und Reptilien. I u. II. Ibidem. Bd. XXVI u. XXVIII. 1898 u. 99.*

— *Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Kehlkopfes und seiner Umgebung, mit besonderer Berücksichtigung der Monotremen. In: R. Semon, Zoolog. Forschungsreisen. Bd. III. Jenaische Denkschrift. Bd. III. 1901.*

Häcker, V. *Ueber den unteren Kehlkopf der Singvögel. Anat. Anz. Bd. XIV.*

Hansemann, D. *Untersuchungen über die Entwickelung der Morgagni'schen Taschen. Arch. f. Laryngol. u. Rhinol. Bd. IX. 1899.*

Henle, J. *Vergleichend-anatomische Beschreibung des Kehlkopfes mit besonderer Berücksichtigung des Kehlkopfes der Reptilien. Leipzig 1839.*

His, W. *A. L. III. 10.*

Howes, G. B. *Rabbit with an intranarial epiglottis with a suggestion concerning the phylogeny of the mammalian respiratory apparatus. Journ. Anat. and Phys. Vol. XXIII. New Ser. Vol. III. Part II. 1889.*

— *Additional observations upon the intranarial epiglottis. Ibidem. Part IV.*

Kallius, E. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Kehlkopfes. Anat. Heft. Bd. IX. 1897.*

— *Die Entwickelung des menschlichen Kehlkopfes. Verh. Anat. Ges. Kiel 1898. Anat. Anz. Bd. XIV. 1898. Ergänzungsheft.*

Kanthack, A. *The myology of the larynx. Journ. Anat. and Phys. London. Vol. XXVI. 1892.*

---

genannt wurde. Der erste, der die Bedeutung der Arteria pulmonalis für die Beurteilung des Bronchialsystems bezweifelt, war C. GEGENBAUR in seinem Lehrbuche der Anatomie der Menschen. Als Gegner der AEBY'schen Anschauung vom eparteriellen Bronchus traten ferner J. ZUMSTEIN, D'HARDIVILLER, CH. S. MINOT und neuerdings wiederum von C. GEGENBAUR (1901) hervor.

Märtens, M. *Die Entwickelung der Kehlkopfknorpel bei einigen unserer einheimischen anuren Amphibien. Anat. Hefte Bd. IX.* ***1897.***
Nicolas, A. *Recherches sur le développement de quelques éléments du larynx humain. Bibliographie anatomique. No. 5.* ***1894.***
Philip, R. W. *Beiträge zur Lehre über die Entwickelung der Trachea. Mitteil. a. d. embryol. Inst. Wien.* ***1883.***
Putelli, F. *Ueber einige Verklebungen im Gebiet des Kehlkopfes des Embryo. Medizin. Jahrb. Wien.* ***1888.***
Ridewood, W. G. *On the structure and development of the hyobranchial skeleton and larynx in Xenopus and Pipa.*
Roth, W. *Der Kehldeckel und die Stimmritze im Embryo nebst einigen Bemerkungen über die Entwickelung der Schleimdrüsen. Mitteil. a. d. embryol. Inst. d. k. k. Universität Wien. Bd. I.* ***1880.***
Rückert, J. *Der Pharynx als Sprach- und Schluckapparat. München* ***1882.***
Scheier, M. *Ueber die Ossifikation des Kehlkopfes. Arch. mikr. Anat. Bd. LIX.* ***1901.***
Strazza. *Zur Lehre von der Entwickelung der Kehlkopfmuskulatur. Mitteil. a. d. embryol. Inst. d. Universität Wien. Jahrg. 1888. Wien* ***1889.***
Symington, J. *On the relations of the larynx and trachea to the vertebral column in the foetus and child. Journ. Anat. and Phys. Vol. IX.*
— *The marsupial larynx. Ibidem. Vol. XXXIII.* ***1898.***
— *The cartilages of the Monotreme larynx. Ibidem. Vol. XXXIV.* ***1899.***
Wilder, H. H. *Studies in the phylogenesis of the larynx. Anat. Anz. Bd. V.* ***1892.***
— *A contribution to the anatomy of Siren lacertina. Zoolog. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. V.*
— *The Amphibian larynx. Ibidem. Bd. IX.* ***1896.***
Wunderlich, L. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte des unteren Kehlkopfes der Vögel. Nova Acta Acad. Caes. Leop.-Carol. Germanicae. Bd. XLVIII.* ***1884.***
Zuckerkandl, E. *Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Kehlkopfes und der Luftröhre. In: Handb. d. Laryngol. u. Rhinol., herausgeg. von P. Heymann. Bd. I.* ***1889.***

Litteratur

über die erste Entwickelung des Respirationssystems und die späteren Stadien der Lungenentwickelung.

Aeby, Chr. *Der Bronchialbaum der Säugetiere und des Menschen nebst Bemerkungen über den Bronchialbaum der Vögel und Reptilien. Leipzig* ***1880.***
Bär, C. E. v. *A. L. I.*
Bär, M. *Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Physiologie der Atemwerkzeuge bei den Vögeln. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LXI. Jahrg. 96.*
Bertelli, D. *Sviluppo de sacchi aeriferi del pollo. Divisione della cavità celomatica degli uccelli. Atti della Società Toscana di scienze naturali residente in Pisa. Memorie. Vol. XVII.* ***1899.***
Bikfalvi, K. *Beiträge zur Entwickelung der Lunge. Allgem. Central-Zeitg. Jahrgang 57.* ***1888.***
Boll. *Das Prinzip des Wachstums. Berlin* ***1876.***
Butler, G. W. *On the subdivision of the body cavity in Lizards, Crocodiles and Birds. Proc. Zool. Soc. Lond. Pt. IV.* ***1889.***
Cadiat. *Des rapports entre le développement du poumon et sa structure. Journal de l'anat. et phys.* ***1877.***
Gage, S. H. *Development of the lungs in the common toad, Bufo lentiginosus, and in the tree toads (Hyla pickeringii and Hyla versicolor). Science. New Ser. Vol. XII.* ***1900.***
Goette, A. ***1874.*** *A. L. III.*
— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Darmkanals im Hühnchen. Tübingen* ***1867.***
Hardiviller, A. de. *Développement et homologation des bronches principales chez les Mammifères (lapin). Thèse en doctorat en méd. Lille 1897. Nancy* ***1897.***
— *Origine des bronches lobaires du mouton. C. R. Soc. Biol. 10. Sér. T. IV.* ***1897.***
— *Développement des bronches principales chez le mouton. Ibidem.*
— *Développement de la ramification bronchique et bronches epartérielles chez les Mammifères. C. R. Soc. Biol. 10. Sér. T. III.* ***1896.***

Hempstead, M. *Development of the lungs in the frogs, Rana Catesbiana, R. silvatica and R. virescens. Science. N. S. Vol. XII.* **1900.**

His, W. *Zur Bildungsgeschichte der Lungen beim menschl. Embryo. Arch. für Anat. u. Phys. Anat. Abtlg.* **1887.**

— *A. L. III. 10.*

Hoffmann, C. K. *Reptilien. III. Schlangen und Entwickelungsgeschichte der Reptilien. In: H. G. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Leipzig* **1890.**

Justesen, P. Th. *Zur Entwickelung und Verzweigung des Bronchialbaumes der Säugetierlunge. Arch. mikr. Anat. Bd. LVI.* **1900.**

Kölliker, A. **1879.** *A. L. II.*

Kollmann, J. **1898.** *A. L. II.*

Küttner. *Studien über das Lungenepithel. Arch. pathol. Anat. Bd. 66.* **1876.**

Laguerre, G. *Recherches sur le développement embryonnaire de l'épithélium dans les voies aériennes. Thèse de Paris* **1883.**

Lenzi, L. *Sullo sviluppo del tessuto elastico nel polmone dell'uomo. Monit. Zool. ital. Anno 9. Firenze* **1898.**

Linser, P. *Ueber den Bau und die Entwickelung des elast. Gewebes in der Lunge. Anat. Hefte. Hft. XLII/XLIII (Bd. XIII).* **1900.**

Lühe, M. *Der Bronchialbaum der Säugetiere. I. Der Verzweigungstypus des Bronchialbaumes (monopodisch oder dichotomisch?). Zoolog. Centralblatt. Jahrg. VIII. No. 3/4.* **1901.**

Milani, A. *Beiträge zur Kenntnis der Reptilienlunge. Zoolog. Jahrb. Bd. VII.* **1894;** *Bd. X.* **1897.**

Minot, Ch. Sedgwick. **1894.** *A. L. II.*

Morris, Ch. *The origin of lungs, a chapter in evolution. The American Naturalist.* **1892.**

Nicolas, A., et Dimitrova, Z. *Note sur le développement de l'arbre bronchique chez le mouton. C. R. Soc. Biol. Vol. IV.* **1897.**

Narath, A. *Vergleichende Anatomie des Bronchialbaumes. Verh. d. Anat. Ges. 6. Vers. Wien 1892. Ergänzungsheft zum 7. Jahrgang des Anat. Anz.* **1892.**

— *Die Entwickelung der Lunge von Echidna aculeata. In: R. Semon, Zoolog. Forschungsreisen. Bd. II. Denkschriften der Medizinisch-naturw. Gesellschaft zu Jena. Bd. V.* **1896.**

— *Der Bronchialbaum der Säugetiere und des Menschen. Bibliotheca medica. Stuttgart* **1901.**

Rathke, H. *Ueber die Entwickelung der Atemwerkzeuge bei den Vögeln und Säugetieren. Nov. Act. Phys.-Med. Acad. Caes. Leop.-Car. T. XIV. Bonn* **1828.**

Remak. *A. L. I.*

Robinson, A. *Observations on the earlier stages in the devolopment of the lungs of Rats and Mice. Journ. of Anat. and Phys.* **1889.**

— *Studies in Anatomy fr. the Anatom. Department of the Owens College. Vol. I. Manchester* **1891.**

Schulze, F. E. *Die Lungen. In: Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Leipzig* **1871.**

Seessel, A. *Zur Entwickelungsgeschichte des Vorderdarmes. Arch. Anat. u. Phys. Anat. Abtlg.* **1877.**

Schmit, H. *Ein Fall von vollständiger Agenese beider Lungen. Arch. pathol. Anat. Bd. CXXIV.* **1893.**

Selenka, E. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Luftsäcke des Huhnes. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XVI.* **1866.**

— *Studien über die Entwickelungsgeschichte der Tiere. Heft IV. Das Opossum. Wiesbaden* **1887.**

Spencer, B. *Der Bau der Lungen von Ceratodus und Protopterus. Denkschr. s. Med.-naturw. Ges. Jena. Bd. IV. Lief. 2. Semon's Zool. Forschungsreisen. Bd. I. Lief. 2.* **1898.**

Stieda, L. *Einiges über Bau und Entwickelung der Säugetierlungen. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XXX. Supplement.* **1878.**

Strasser, H. *Die Luftsäcke der Vögel. Morphol. Jahrb. Bd. III.* **1877.**

Uskow, N. *Bemerkungen zur Entwickelungsgeschichte der Leber und der Lungen. Arch. mikr. Anat. Bd. XXII.* **1883.**

Weysse, A. W. *Ueber die ersten Anlagen der Hauptanhangsorgane des Darmkanales beim Frosch. Arch. mikr. Anat. Bd. XLVI.* **1895.**
Willach, P. *Beiträge zur Entwickelung der Lunge bei Säugetieren. Osterwiek a. Harz (Dieckfeld)* **1888.**
Zumstein, J. *Ueber den Bronchialbaum des Menschen und einiger Säugetiere. Sitzungsber. Ges. z. Beförd. d. ges. Naturwiss. Marburg* **1889.**
— *Ueber den Bronchialbaum der Säuger und Vögel. Ibidem* **1900.**
— *Ueber Korrosionspräparate. Ibidem* **1891** *und* **1892.**

Zweites Kapitel.

Die Entwickelung des Darmsystems.

Von

F. Maurer.

Allgemeines.

Die erste Anlage des Darmsystems findet sich bei allen Wirbeltieren schon nach Ablauf des Gastrulationsprozesses im Stadium der zwei primitiven Keimblätter, und die Urdarmhöhle ist auch die erste Anlage der Darmhöhle. Doch geht jene Höhle nicht ganz in die Darmhöhle über, da das Entoderm der Gastrula noch andere Aufgaben hat: Bildung der Chorda und des gastralen Mesoderms (O. HERTWIG, HATSCHEK L. 2, RABL). Es sind ferner gewichtige Stimmen laut geworden, welche auch nach diesen Sonderungen des Entoderms eine primitive von einer sekundären Darmhöhle unterscheiden (GÖTTE A. L. III. 2. 90, v. KUPFFER A. L. III. 2. 90), so daß die bleibende Darmhöhle nicht direkt aus der Gastralhöhle, auch nicht bei holoblastischen Eiern, wie z. B. Petromyzon (GÖTTE), hervorgehe, sondern eine Neubildung darstelle durch Konfluenz von Lücken zwischen den dotterreichen Entodermzellen. Auch eine Beziehung zwischen der Furchungshöhle und der Gastralhöhle hat man vielfach geschildert (O. SCHULTZE L. 2. 1888, GRÖNROOS). Diese Frage fällt in das Gebiet der Entwickelung der Keimblätter, auf die hier nicht einzugehen ist. Die Aufgabe des Entoderms ist eine sehr komplizierte, insofern es die Chorda und Teile des Mesoderms (gastrales Mesoderm nach O. HERTWIG u. RABL) ausbildet. Bei Säugetieren wurde von VAN BENEDEN (L. 2. 1888), die Chordarinne, der Chordakanal dem Urdarm der niederen Wirbeltiere verglichen; MEHNERT schloß sich dieser Auffassung an, die von KEIBEL bestritten wurde. Nach Letzterem geht die Furchungshöhle in die Gastralhöhle über, und diese bildet später die Darmhöhle. O. SCHULTZE giebt dies für Rana temporaria und VAN BAMBEKE (L. 2. 1868) für Pelobates an. Bis in die neueste Zeit ist für Amnioten die Entwickelung des den bleibenden Darm auskleidenden Teiles des Entoderms Gegenstand von Kontroversen, die bei der Bildung der Keimblätter näher zu betrachten sind, da sie mit der Gastru-

lation und Chordabildung zusammenhängen. Ich erinnere hier an die Angaben von Schauinsland (A. L. III. 8. 1898) über Hatteria, sowie von Bonnet (L. 2. 1902) über den Hund und andere Säugetiere. Ich möchte nur hervorheben, daß alle diese mannigfaltigen Vorgänge in der Ontogenese doch unsere Auffassung von der Bildung des Darmlumens nicht wesentlich geändert haben. Ob bei der Gastrulation während der Zeit der Bildung des Entoderms zeitweise zwischen den Zellen Kommunikationen zwischen Furchungs- und Gastralhöhle bestehen, ist belanglos, der prinzipielle Unterschied zwischen beiden bleibt doch. Ob ferner unter Teilung, Verlagerung und Resorption von dotterreichen Entodermzellen Aenderungen im Lumen der Urdarmhöhle eintreten, erscheint mir ebenfalls nicht von Bedeutung. Die bleibende Darmhöhle ist darum doch aus der Urdarmhöhle hervorgegangen.

Die Entwickelung des bleibenden Darmkanals setzt mit dem Moment ein, wo die Chorda und das gastrale Mesoderm vom primitiven Entoderm sich gesondert hat und ventral von jenen Teilen das sekundäre Entoderm eine geschlossene Zellenlage darstellt. An diesen Zustand schließt sich unmittelbar der Befund an, daß die Anlage der Darmwandung sich aus 2 Schichten aufbaut: einer entodermalen und einer mesodermalen. Dabei bestehen am Kopfende, sowohl wie am Schwanzende in verschiedenem Sinne besondere Zustände. Am Kopfende bilden sich direkte Beziehungen des Entoderms zum Ektoderm aus, welche zur Bildung der Mundöffnung und der Schlundspalten führen. Am caudalen Ende des Embryo besteht der Blastoporus, der bei meroblastischen Eiern zum Primitivstreif ausgedehnt ist. Im Bereich desselben besteht ein primärer Zusammenhang der Keimblätter, der für die Ausbildung des Schwanzdarmes, wie des Afters und der Kloake eine maßgebende Bedeutung gewinnt.

Der Darmkanal der Wirbeltiere zeigt stets eine zweischichtige Anlage. Die innere wichtigste Schicht bildet das Entoderm, das die Grundlage der Darmschleimhaut darstellt. Aus ihr entwickelt sich außer dem Epithel der gesamten Schleimhaut auch der ganze Drüsenapparat des Darmes, sowie die epitheliale Auskleidung des respiratorischen Apparates. Die äußere Schicht der Darmanlage wird hergestellt durch das Darmfaserblatt der Parietalplatten, welches durch die mediale Lamelle der ventralen Mesodermhälfte gebildet wird. Sie ist die anatomische Grundlage für die Serosa des Darmrohrs, ferner für die Mesenterien desselben bis zu jenen Punkten, wo diese in das Hautfaserblatt der Parietalplatten übergehen. Ferner bildet sich nach der bis heute herrschenden Auffassung die gesamte Muskulatur der Darmwandung, sowie das Bindegewebe aus dem Darmfaserblatt, der Splanchnopleura aus, ebenso der Chylusgefäßapparat. Die Follikelbildungen der Darmwand werden von den meisten Autoren als Bildungen des Mesoderms aufgefaßt, doch fehlt es nicht an Stimmen, welche das Entoderm als Bildungsstätte dieser Organe ansprechen. Der Blutgefäßapparat wird in seiner Herkunft verschieden beurteilt, indem er bald vom Entoderm, bald vom Mesoderm, bald auch von beiden abgeleitet wird. Die Auffassung, daß das Entoderm in bestimmten Bezirken der ventralen Hälfte des Embryo die Ursprungsstätte der ersten Blutelemente darstellt, gewinnt immer mehr Boden. So besteht zwar ein primitiver Zusammenhang zwischen Blutgefäßen und Entoderm, doch löst sich dieser schon

bei der ersten Bildung, und die Gefäße zeigen eine eigene Weiterbildung durch selbständiges Auswachsen. So gelangen auch in die spätere Darmwandung von außen her durch Sprossenbildung Blutgefäße hinein.

Das Darmrohr sämtlicher Wirbeltiere ist an seinem vorderen Ende, der Kopfdarmhöhle, zunächst blind geschlossen. Es entsteht zuerst die Mundöffnung sekundär, nach Bildung einer ektodermalen Einsenkung, der Mundbucht, gegen die Kopfdarmhöhle zu und nach Einreißen der trennenden Rachenhaut. In der Folge bilden sich noch in verschiedener Zahl seitliche paarige Ausbuchtungen des vordersten Abschnittes des Darmrohrs, welche als Kiemen- oder Schlundtaschen bezeichnet werden und nach Vereinigung mit entgegenkommenden ektodermalen Kiemenfurchen, durch Einreißen der trennenden Schichten zu Kiemen- oder Schlundspalten durchbrechen. Dieselben treten in verschiedener Zahl bei den einzelnen Wirbeltierklassen auf. Bei kiemenatmenden Formen bleiben sie im Dienste der Respiration offen bestehen, bei höheren Formen, wo die Lungenatmung sich ausbildet, sind sie vorübergehende Bildungen und erfahren nach kurzem Offensein wieder einen Verschluß. Der Fortbestand der Schlundspalten bei Amnioten ist ein beredtes Zeugnis für die phylogenetische Verwandtschaft der Wirbeltiere. Dabei ist aber nicht zu vergessen, daß außer der respiratorischen Bedeutung die Schlundspalten schon bei Fischen die Aufgabe haben, die Thymus auszubilden, eine Leistung, die ihnen auch bei Amnioten bleibt, so daß ihre Erhaltung in der Ontogenese verständlich wird. Das hintere Ende des Darmrohrs entspricht dem Blastoporuspol des Embryo. Während noch vor kurzem verschiedene Ansichten darüber bestanden, ob der Blastoporus zur Bildung des Afters verwendet wird, oder ob der letztere ebenso wie die Mundöffnung eine Neubildung darstellt, geht die heute herrschende Ansicht dahin, daß ein Teil des Blastoporus zur Afterbildung verwendet wird. Es ist hierbei zu bemerken, daß bei den meisten Wirbeltierembryonen der After nicht dem hintersten Ende des Darmrohrs entspricht, sondern daß ein postanaler Darm besteht, der eine verschiedene Ausdehnung zeigt und dem bei vielen Formen eine, wenn auch vorübergehende, Funktion nicht abzusprechen ist.

Die erste Art und Weise der Anlage und Ausbildung des Darmrohrs ist abhängig von dem Modus des Gastrulationsprozesses. Bei holoblastischen Eiern, deren Furchung sich als totale abspielt, besteht der Darmkanal von vornherein als geschlossenes Rohr, wie ja auch der embryonale Körper von vornherein als geschlossene walzenförmige Bildung angelegt ist. Bei Embryonen, die sich nach dem Typus der partiellen, bei Wirbeltieren stets diskoidalen, Furchung entwickeln, zeigt der Embryo in der Keimscheibe eine flächenhafte Ausbreitung, und hier stellt auch die Anlage des Darmrohrs zuerst eine entodermale Zellenfläche dar. Dieselbe vertieft sich unter dem Vorgang der Abhebung der Keimscheibe vom Dottersack zur Darmrinne, die sich dann allmählich erst zum Rohre abschließt. Dieser Vorgang, zuerst von Kaspar Friedrich Wolff beim Hühnchen beobachtet, hat gerade als Beobachtung eine klassische Bedeutung. Es war hiermit ein Entwickelungsvorgang nachgewiesen, der nicht in die Auffassung der Evolutionslehre paßte und für die epigenetische Auffassung der Entwickelungsvorgänge von grundlegender Bedeutung geworden ist.

Es geht demnach nicht das ganze Entoderm bei meroblasti-

schen Eiern in die Bildung der Darmschleimhaut über, sondern das Entoderm sondert sich in einen intraembryonalen Abschnitt, der allein die Darmschleimhaut bildet, und einen extraembryonalen Abschnitt, der die Dottersackwandung bilden hilft, des Dottersackentoderm. Bei meroblastischen Eiern besteht der Dottersack als embryonales, nach Ablauf der Entwickelung schwindendes Organ. Bei Cyclostomen und Amphibien mit holoblastischen Eiern bilden die dotterreichen Entodermzellen der ventralen Hälfte des Darmkanals nur eine vorübergehende leichte Auftreibung der Darmanlage, die unter Resorption des Dottermaterials schwindet; dieser ganze dotterreiche Abschnitt des Entodermrohrs wird einfach in die Darmwand aufgenommen. Auch bei Gymnophionen mit partieller Furchung wird der ganze Dottersack von den Bauchplatten des Embryo früh umwachsen und in die Bauchhöhle aufgenommen. Unter Ganoiden wird der Dotter bei Acipenser von einem erweiterten Darmabschnitt aufgenommen, der nach Balfour (A. L. II. 1886) dem Magen entspricht. Dagegen finden wir, daß bei Lepidosteus schon ein Darmdottersack sich scharf vom Darmrohr absetzt, mit dem er nur durch einen engen Stiel verbunden bleibt. So zeigt es sich auch bei Teleostiern. Dabei wird die Resorption des Dotters nicht mehr bloß vom Darmepithel, sondern von dem Dottersackentoderm besorgt, welches die Nahrung sofort den Dottersackgefäßen zuführt. Ein äußerer scharf abgesetzter Hautdottersack bildet sich bei Teleostiern nicht aus, sondern der Darmdottersack wird ganz in die Bauchhöhle aufgenommen. Dabei hört, wie wir von Balfour wissen, bei Salmo schon sehr früh jede Kommunikation zwischen Darmrohr und Dottersack auf.

Bei Selachiern bildet sich ein Darm- und ein Hautdottersack, die nur durch einen dünnen Stiel, jener mit dem Darmrohr, dieser mit der ventralen Rumpfwand, in Verbindung stehen. Der Darmdottersack liegt aber zum Teil in der Bauchhöhle (innerer D.) und nur zum anderen Teil im Hautdottersack (äußerer D.). Der Dotter wird hier in den Darm übergeführt, so daß das Darmepithel eine wichtige Rolle bei seiner Resorption spielt.

Bei Mustelus ist der innere Dottersack wenig (M. vulgaris) oder gar nicht (M. laevis) ausgebildet. Bei Acanthias ist er sehr groß. Der Inhalt des äußeren Dottersacks wird hier allmählich in den inneren Dottersack übergeführt. Dabei bleibt der äußere Dottersack als langgestieltes Bläschen an der Ventralfläche des Embryo nachweisbar.

Bei Sauropsiden besteht ebenfalls ein äußerer Dottersack. Derselbe wird aber später ganz in die Bauchhöhle aufgenommen, indem er durch den Nabel hindurchschlüpft. Hier wird auch der Nahrungsdotter sehr früh nicht mehr in das Darmrohr abgeführt, sondern der dünne Stiel des Ductus omphaloentericus schwindet, das Dottermaterial wird von den Dottersackepithelzellen resorbiert und von da durch die Blutgefäße des Dottersacks aufgenommen. Unter Schwund des Dotters bildet die Wandung des Dottersacks Falten und Krausen (H. Virchow), und der Dottersack schrumpft zusammen. Doch bleiben lange Zeit Reste erhalten, zuweilen zeitlebens, z. B. bei Lacertiliern und Ratiten (Gadow, Strahl L. 2. 1894, Bersch L. 2. 1893, Voeltzkow A. L. III. 7. 1899.).

Bei Säugetieren schrumpft der bedeutungslose Dottersack frühzeitig zum langgestielten Nabelbläschen zusammen, das mit den Eihüllen abgeworfen wird.

Die letzte Verbindung des Darmrohrs mit dem Dottersack, der Dottergang, zeigt bei Fischen und Amnioten verschiedene Beziehungen zum Darm. In allen Fällen ist der Dottersack dem Mitteldarmabschnitt verbunden: bei Fischen näher seinem Anfang, bei Amnioten näher seinem Ende, er sitzt dem Scheitel der primitiven Darmschleife an, auf welchen nach kurzer Strecke der Anfang des Enddarms folgt. Diese Ungleichheit ist begründet durch die verschiedene Anordnung des Dotters in der Eizelle, die schon in der verschiedenen Bedeutung des Keimscheibenrandes zum Ausdruck kommt.

Nachdem das Darmrohr ein die Länge des embryonalen Körpers durchlaufendes gestrecktes Rohr geworden ist, ein Zustand, der bei holoblastischen Eiern bald nach der Gastrulation, unter einfacher Streckung des Embryo erreicht ist, bei meroblastischen Eiern erst nach der vollständigen Abhebung des embryonalen Körpers vom Dottersack hergestellt ist, sehen wir das entodermale Darmrohr. von dem Darmfaserblatt der Parietalplatten umgeben, durch ein dorsales und ventrales Mesenterium in seiner Lage fixiert erhalten. Das dorsale Mesenterium bildet eine Duplikatur, die, gleichmäßig in der ganzen Länge des Rumpfes ausgebildet, in gerader Linie das Entodermrohr an die dorsale Rumpfwand befestigt. Die letztere erhält in dem früheren Stadium zunächst ihre Stütze durch die Chorda dorsalis. Zwischen den beiden Serosalamellen, welche das Mesenterium bilden, findet sich eine bindgewebige Membran, welche die Blutgefäße und Nerven zum Darm führt (Tunica propria, Toldt).

Ein ventrales Mesenterium besteht nur im vorderen, dem Kopf und vordersten Rumpfabschnitt zugehörenden Abschnitt des Darmrohrs und ebenso am hinteren Teil kurz vor dem After in kurzer Ausdehnung. In der größeren Länge des Darmes, während seines Verlaufes durch den Rumpfabschnitt des Körpers ist es geschwunden dadurch, daß die linke und rechte Hälfte der Parietalplatten sich in der ventralen Mittellinie miteinander vereinigt haben. Das primitive paarige Cölom ist hierdurch, unter Einschmelzung des ventralen Mesenterium, zu einem einheitlichen Raume geworden. Während das dorsale Mesenterium später im wesentlichen den Blut- und Chylusgefäßen sowie den Nerven des Darmes zum Verlauf dient, nur in geringerem Maße Drüsen, die vom Darm aus ihre Entwickelung nehmen, einschließt, sehen wir, daß das ventrale Mesenterium die Bildungsstätte höchst wichtiger Organe darstellt. Es stellt, wo es besteht, eine Duplikatur dar, die von der ventralen Mittellinie des entodermalen Darmrohrs zum Ektoderm längs der ventralen Mittellinie des embryonalen Körpers verläuft.

Zwischen seinen beiden Lamellen bildet sich im Bereich des Kopfes die Anlage des Herzens aus, unmittelbar dahinter entwickelt sich vom Darmentoderm aus die Anlage der Leber und des Pankreas. Während erstere ausschließlich in das ventralen Mesenterium hinein sich entwickelt, hat man am Pankreas außer einer ventralen, auch eine dorsale Anlage nachgewiesen, welche sich an der gleichen Stelle zwischen die Lamellen des dorsalen Mesenteriums hinein ausbildet. Das dorsale Mesenterium ist außerdem noch die Bildungsstätte der Milz.

In dem ventralen Mesenterium unmittelbar vor dem After bildet sich ferner die Harnblase, resp. Allantois bei höheren Wirbeltieren aus.

Bei niederen Wirbeltieren (Amphioxus, Cyclostomen), behält das Darmrohr seine gestreckte einfache Form, bei Selachiern, Ganoiden, Teleostiern beginnt schon ein größeres Längenwachsthum des Darmes, wodurch derselbe sich in Schlingen legt. Dies ist von Amphibien an aufwärts in zunehmendem Maße weiter gebildet.

Bei allen Formen sieht man das Darmrohr sich in verschiedene Abschnitte sondern, die scharf getrennt sind. Man unterscheidet einen Vorder-, Mittel- und Enddarm.

Der Vorderdarm umfaßt, mit der Mundöffnung beginnend, die Kopfdarmhöhle, die Speiseröhre und den Magen. Seine Grenze gegen den Mitteldarm ist scharf markiert durch die Bildungsstelle der Leber und des Pankreas. Hier beginnt der Mitteldarm, der an einer ebenfalls scharf markierten Stelle, einer Blinddarmbildung, in den mit letzterer beginnenden Enddarm sich fortsetzt. Derselbe findet sein Ende nicht im After, denn hinter diesem besteht meist vorübergehend noch ein postanaler Darmabschnitt.

Während der Darmkanal zuerst ein gleichmäßiges Rohr darstellt, sondert sich später, aber schon in frühembryonaler Zeit ein jeder der drei angeführten Abschnitte in verschiedene Teile.

Vorderdarm. Der Vorderdarm läßt die Mundhöhle, den Pharynx, Oesophagus und Magen entstehen. Sie zeigen bei den verschiedenen Wirbeltierklassen eine sehr ungleiche Ausbildung. Die Mundhöhle in ihrem einfachen Zustande bei Fischen und ihrer Sonderung bei höheren Formen in sekundäre Mund- und Nasenhöhle ist im vorigen Kapitel behandelt. Der Pharynx ist durch seine Beziehung zu den Respirationsorganen ausgezeichnet. Bei sämtlichen Wirbeltieren bilden sich vom Schlund die paarigen Schlundspalten aus, deren Zahl von niederen zu den höheren Wirbeltieren allmählich abnimmt. Sie schwankt zwischen 9 und 4 Paaren. Während sie bei Fischen und Amphibienlarven, Perennibranchiaten und Derotremen die Träger des respiratorischen Gefäßnetzes sind, erfahren sie bei höheren Wirbeltieren von caducibranchiaten Amphibien an eine Rückbildung..

Bei allen diesen Formen stellt die ventrale Fläche der hinteren Pharynxregion die Bildungsstätte der Respirationsorgane dar, die sich zu dem Kehlkopf, Trachea und Lungen ausbilden. Die Schlundhöhle ist außerdem die Bildungsstätte einer Gruppe von Organen, welche zum Teil mit dem Apparat der Schlundspalten in genetischer Beziehung stehen: Schilddrüse, Thymus, postbranchialer Körper, Carotidendrüse und Epithelkörperchen. Die drei erstgenannten Organe bilden sich bei sämtlichen Wirbeltieren aus, die beiden letzten sind nur von Wirbeltieren, deren Kiemenspalten unter Ausbildung der Lungen eine Rückbildung erfahren haben, entwickelt. Die aus dem Pharynx sich fortsetzende Speiseröhre ist bei allen Fischen und Amphibien sehr kurz ausgebildet. Bei Amnioten länger gebildet, zeigt sie bei Vögeln durch die Kropfbildung eine besondere Komplikation.

Der Magen als letzter Abschnitt des Vorderdarms kommt nicht allen Wirbeltieren zu. Er fehlt bei Petromyzonten und einigen Klassen der Teleostier. Bei allen niederen Wirbeltieren stellt er, wo er besteht, eine längsgestellte, spindelartige Erweiterung des Darmes dar. Bei einigen Reptilien beginnt eine Querstellung des Magens sich auszubilden. Beim Vogel besteht dieselbe in anderer Form als bei den Säugetieren.

Bei letzteren kommt es in vielen Gattungen zu einer Sonderung des Magens in mehrere Abschnitte.

Mitteldarm. Der Mitteldarm ist ein gleichmäßigerer Teil des Darmrohrs, der eine sehr verschiedene Länge erreicht. Bei Selachiern ist er durch die Spiralklappe ausgezeichnet, die auch noch in geringerer Ausbildung bei Ganoiden und Dipnoern besteht. Bei Anuren zeigt der Mitteldarm eine komplizierte Aus- und Rückbildung.

Enddarm. Der Enddarm ist bei niederen Formen einfach und kurz. Bei Säugetieren erreicht er eine größere Länge und Sonderung in Colon und Rectum. An seinem Beginn entwickeln sich bei Vögeln und Säugetieren Coecumbildungen verschiedener Zahl und Größe.

Von der Entwickelung der Darmwandung, d. h. ihrer verschiedenen Schichten ist die Ausbildung der Schleimhaut, sowie des Serosa-Ueberzugs am besten bekannt. Diese Teile sind auch bei allen Wirbeltieren im wesentlichen gleicher Herkunft. Die Entwickelung der Tunica muscularis, sowie des Bindegewebes und der Blutgefäße des Darmes ist noch keineswegs klargestellt, doch ist schon vieles Wertvolle darüber bekannt geworden. Eine besondere Komplikation bildet die das gesamte Darmrohr betreffende Ausbildung einer blutgefäßreichen lymphatischen Scheide, wie sie bei Petromyzon besteht.

Während der größte Teil der Drüsen des Darmes, die stets den epithelialen Teil der Schleimhaut zum Mutterboden haben, in der Darmwandung eingelagert bleiben, sehen wir 2 Drüsen in voluminöser Entfaltung vom Darmrohr mit ihrem Drüsenkörper abrücken, und nur der Ausführgang mit seiner Mündung läßt noch den primitiven Zusammenhang erkennen. Dies sind die Leber und das Pankreas, die allen Wirbeltieren zukommen. Nur bei Amphioxus fehlt das Pankreas.

Außer dem Drüsenapparat finden wir in der Darmschleimhaut bei allen Wirbeltieren in reicher Verbreitung lymphatische Organe von verschiedener Anordnung und Ausbildung. Sie erscheinen außer in Form einzelner Follikel, die überall in der Darmschleimhaut disseminiert auftreten, an bestimmten Stellen, in Gruppenstellung und bilden komplizierte Organe: Balgdrüsen der Zunge, Tonsillen und Agmina Peyeri. Diese bei höheren Wirbeltieren bestehenden Einrichtungen sind lokalisierte Reste von allgemeinen lymphatischen Scheiden, wie sie bei niederen Formen um die Schleimhaut des ganzen Darmrohrs, vielfach auch am Arterienapparat des Darmes bestehen. Follikelbildungen finden sich auch bei Selachiern in der Auskleidung des Spritzlochs und bei Vögeln im Oesophagus.

Mit der Sonderung des Darmrohrs in seine verschiedenen Abschnitte und mit der Ausbildung der genannten großen Drüsen kommt auch eine kompliziertere Ausbildung der Mesenterien zur Entwickelung. Bei diesen Vorgängen spielen die zum Darmrohr und seinen Drüsen verlaufenden und von ihnen rücklaufenden Blutgefäße eine wichtige Rolle.

Aus dem Vorstehenden ergiebt sich, daß eine Schilderung der Entwickelungvorgänge des Darmrohrs mit seinen Drüsen und Mesenterien sehr verschiedene Fragen zu behandeln hat.

Ich bespreche dieselben in folgenden Abschnitten:

1) Die Kiemenspalten und ihre Derivate.
   a) Die erste Bildung der Schlundspalten.
   b) Die Entwickelung der Kiemen.
   c) Die im Bereich der Kiemenhöhle sich bildenden epithelogenen Organe.
      α) Die Schilddrüse.
      β) Die Thymus.
      γ) Der postbranchiale Körper.
      δ) Epithelkörperchen und Carotidendrüse.
      ε) Die Reste der inneren Kiemen bei Anuren.
2) Allgemeine Entwickelung des Darmrohrs und seine Sonderung in verschiedene Abschnitte.
3) Die histologische Entwickelung der Darmwand.
   Die lymphatischen Apparate der Darmschleimhaut.
4) Leber und Pankreas.
   a) Die erste Anlage der Leber.
   b) Die weitere Entwickelung der Leber.
   c) Die Entwickelung des Pankreas.
5) Die Entwickelung des Afters.
6) Die Entwickelung der Mesenterien.
   a) Allgemeines.
   b) Bildung des primären Zustandes.
   c) Septum transversum.
   d) Die weiteren Bildungsvorgänge der Mesenterien in der Gegend der Leber und des Gastroduodenalabschnittes des Vorderdarms.
   e) Bursa omentalis und Foramen Winslowi.
   f) Das dorsale Mesenterium.

1. Die Kiemenspalten und ihre Derivate.

Aus der Kopfdarmhöhle entwickeln sich bei sämtlichen Wirbeltieren paarige Ausbuchtungen in verschiedener Zahl, die, nachdem sie das Ektoderm erreichten, sich mit diesem verbinden und nach außen zum Durchbruch kommen: Die Schlund- oder Kiemenspalten. Bei Amphioxus in sehr großer Zahl bestehend und in unsymmetrischer Zahl ausgebildet, münden sie in den Peribranchialraum. Unter den Cyclostomen bestehen sie bei Petromyzon in der Achtzahl. Sie brechen schon bei ganz jungen Embryonen durch (Scott und Osborn). Bei Bdellostoma werden 13—14 Paar Kiemenspalten angelegt. Bei Selachiern bestehen sie zu 9 Paaren (Notidaniden), dann zu 8 und 7 Paaren (Heptanchus). Von da an nimmt ihre Zahl bei höheren Wirbeltieren ab. Während sie bei Fischen, Amphibien und Reptilien sich in der Zahl 5 entwickeln, kommen bei Vögeln und Säugetieren meist nur 4 Paare zur Ausbildung. Bei allen wasserlebenden Formen entwickelt die Schleimhautauskleidung Kiemenbildungen, und die Spalten bleiben zeitlebens, der Respiration dienend, offen. Bei caducibranchiaten Amphibien erfahren sie einen Verschluß zur Zeit der Metamorphose. Bei den amnioten Wirbeltieren bilden sich embryonal die Schlundspalten genau wie bei den niederen Wirbeltieren, sind aber nur von vorübergehendem Bestand.

Bei sämtlichen Wirbeltieren entwickeln sich diese Spalten nicht

gleichzeitig, sondern sie treten nacheinander auf und zwar meist so, daß die erste zwischen Kiefer- und Zungenbeinbogen gelegene zuerst durchbricht, und nach ihr entsteht die zweite und so fort caudalwärts weiter schreitend. In derselben Reihenfolge findet bei den sauropsiden Wirbeltieren von vorn nach hinten fortschreitend der Verschluß der vorübergehend offenen Schlundspalten statt. Während bei Selachiern die erste Spalte als Spritzloch erhalten bleibt, erfährt sie bei Ganoiden, Teleostiern und Dipnoern einen Verschluß. Bei Säugetieren wurde von His bestritten, daß die Spalten überhaupt zu offenem Durchbruch kommen, doch ist dies für Monotremen und auch für höhere Säugetiere nachgewiesen worden (Halsfisteln). Immerhin wird es ein naturgemäßer Fortschritt sein, wenn die für die Respiration bedeutungslosen Spalten auch in der Ontogenese nicht mehr durchbrechen.

Die Schlundspalten bilden nicht bloß die Anlage der respiratorischen Kiemen bei wasserlebenden Wirbeltieren, sondern sie stellen in ihrer epithelialen Auskleidung auch schon bei solchen Formen den Boden für andere Organe dar: es sind dies die Thymus, die Suprapericardial- oder postbranchialen Körper und die Epithelkörperchen. Diese Aufgabe bleibt ihnen auch bei amnioten Wirbeltieren, bei welchen sie die respiratorische Funktion verloren haben. Im Bereich der Kiemenregion bildet sich ferner bei sämtlichen Wirbeltieren ein Organ aus, welches nicht direkt aus Kiemenspalten abzuleiten ist, sondern seine Grundlage in der Hypobranchialrinne der Tunicaten und Ammocoetes besitzt, die Glandula thyreoidea. Wir behandeln diesen Abschnitt in 3 Abteilungen: 1) Die erste Bildung der Schlundspalten, 2) Die Kiemenbildungen, deren wesentlicher Teil bei dem Gefäßsystem zu betrachten ist, 3) Die im Bereich der Schlundspalten sich bildenden epithelogenen Organe.

a) Die erste Bildung der Schlundspalten.

Amphioxus. Die Entwickelung der Kiemenspalten und des Peribranchialraums bei Amphioxus ist schon im vorhergehenden Kapitel besprochen worden.

Cyclostomen. Bei Ammocoetes, Petromyzon kommen, wie schon Huxley nachwies, 8 Schlundspaltenpaare zu Anlage. Nach Scott (A. L. III. 2. 1882), Götte (A. L. III. 2. 1890) und Kupffer (A. L. III. 2. 1890) findet ihre Ausbildung von vorn nach hinten fortschreitend statt. Die 1. Schlundtasche bildet sich bei 6 Tage alten Embryonen als paarige Ausbuchtung des Entoderms der Kopfdarmhöhle. Die Taschen wachsen gegen das Ektoderm hin, indem sie das Mesoderm verdrängen, und lagern sich dem Ektoderm an. Die 2. und 3. Tasche bilden sich, einander folgend, am 7.—8. Tage der Entwickelung aus. Wenn der Embryo das Ei verläßt, am 8. Tage (v. Kupffer), ist noch keine Spalte durchgebrochen. Nach Scott bricht die 1. Spalte unter Einreißen der aus Ektoderm und Entoderm bestehenden Verschlußmembran am 13. Tage durch, die übrigen folgen der Reihe nach, so daß am 16.—17. Tage nach der Befruchtung alle 8 Spalten geöffnet sind. Bei der Bildung dieser Spalten spielt das Entoderm allein eine aktive Rolle, das Ektoderm verhält sich passiv. Bei Bdellostoma treten nach Dean (A. L. III. 2. 1899) die Kiemenspalten ebenso der Reihe nach auf, wie bei Petromyzonten. Es bilden sich 13—14 Spalten, schon zu einer Zeit, wo der Kopfteil des Embryo

noch nicht vom Dotter abgehoben ist. Die 1. Spalte nimmt eine Sonderstellung ein. Sie ist durch einen größeren Abstand von der 2. getrennt, und es stellt DEAN die Frage auf, ob nicht, wie DOHRN (A. L. III. 3) bei Selachiern annimmt, eine 2. Spalte hier ausgefallen sei. Unter der mächtigen Volumentfaltung des Vorderkopfes, der Ausbildung der Zunge rücken die Kiemenspalten weit nach hinten.

Selachier. Die Entwickelung der Schlundspalten bei Selachiern, (Pristiurus, Scyllium, Acanthias, Torpedo) ist durch BALFOUR (A. L. III. 3. 1878), DOHRN, VAN BEMMELEN (L. 1. 1885), RABL (L. 2. 1889), bekannt geworden. Auch hier tritt die 1. Schlundtasche, die Anlage des Spritzlochs, zuerst auf. Dann folgen die weiteren bei pentanchen Haien der Reihe nach. Sie entstehen als paarige Ausbuchtungen des Entoderms der Schlundhöhle. Hinsichtlich der Zeit des Durchbruchs der Taschen zu Spalten differieren die Angaben. Auch hier spielt das Entoderm allein die aktive Rolle.

Die Ausbuchtungen erreichen das Ektoderm und vereinigen sich mit ihm. Nach den genauen Angaben von RABL erscheint die 1. innere Schlundtasche bei Pristiurusembryonen mit 18 Urwirbeln. Die folgenden entstehen der Reihe nach, so daß bei Embryonen mit 74 Wirbeln die 6. als letzte angelegt ist. Die Reihenfolge des Durchbruchs nach außen stellt sich etwas anders dar, es kommt dabei schon die Reduktion der Spritzlochspalte zum Ausdruck. Zuerst bricht die 2. Spalte durch bei Embryonen mit 54 Urwirbeln. Dann folgt die 3. und mit dieser fast gleichzeitig die 1. Die übrigen folgen sich der Reihe nach. Ein Embryo mit 94 Urwirbeln besitzt unter Durchbruch der letzten 6 offene Kiemenspalten.

Die Eröffnung der einzelnen Spalte beginnt an deren dorsalem Ende und schreitet ventralwärts fort. Die Verhältnisse direkt nach dem Durchbruch der Spalten zeigt Fig. 83.

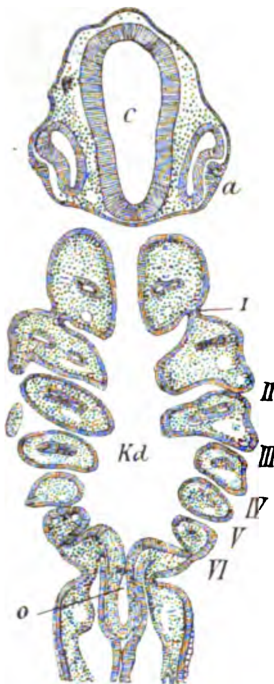


Fig. 83. Horizontalschnitt eines jungen Embryo von Raja. *I* Spritzloch. *II—VI* Kiemenspalten. *VI* noch nicht durchbrochen. *K* Kiemendarm. *o* Speiseröhre. *c* Gehirn. *a* Auge. (Nach VAN BEMMELEN.)

Ganoiden. Die erste Anlage der Schlundspalten bei Acipenser und Lepidosteus kennen wir durch SALENSKY (A. L. III. 5. 1881), BALFOUR (A. L. III. 5. 1882), PARKER und AGASSIZ (A. L. III. 5. 1878). Die 6 hier sich bildenden Spalten legen sich, von vorn nach hinten fortschreitend, als entodermale Schlundtaschen an. Ob die 2. vor der 1. durchbricht, finde ich nicht angegeben. Dagegen schließt sich die 1. Spalte von ihrem ventralen Ende aus dorsalwärts fortschreitend, so daß sie nur als Spritzloch offen bleibt. Die erste Anlage der 2 ersten Schlundspalten tritt schon zu einer Zeit auf, da der

Kopfteil des Embryo auf dem Dottersack ausgebreitet liegt. Da ihnen ektodermale Furchen entsprechen, heben sich Mandibular-, Hyoid- und 1. Kiemenbogen als konzentrische kreisförmige Wülste, die Kopfanlage seitlich umziehend, ab. Wenn der Kopf sich dann abhebt, rücken die Schlundspalten an dessen Seite. Bei Lepidosteus und Polypterus findet die erste Bildung der Schlundspalten einfacher und ähnlich wie bei Selachiern statt. Es hängt dies zusammen mit der anderen Anordnung der Dottermasse, auf die wir bei Besprechung der Entwickelung der Leber zurückkommen.

Dipnoer. Die Entwickelung der Schlundspalten bei Dipnoern ist bekannt von Ceratodus, Lepidosiren und Protopterus. Es entstehen auch hier 5 Kiemenspalten. Dieselben brechen bei Ceratodus der keine äußeren Kiemen ausbildet, nach SEMON (A. L. III. 6. 1893) erst spät durch, nachdem vom Hyoidbogen die Kiemendeckelfalte nach hinten gewachsen ist. Die 1. zwischen Kiefer- und Zungenbeinbogen liegende Spalte bricht nicht durch.

Bei Lepidosiren entstehen vor Durchbruch der Spalten die mächtigen äußeren Kiemen (KERR A. L. III. 6. 1900); Protopterus stimmt damit überein (BUDGETT).

Teleostier. Bei Knochenfischen kommen 6 Schlundtaschen zur Anlage. Während bei Selachiern die 1. Spalte durchbricht, erreicht bei Knochenfischen diese Tasche das Ektoderm, öffnet sich aber nur ganz vorübergehend, da eine Spritzlochbildung nicht zustande kommt.

Bei Forellenembryonen sind die Schlundtaschen am 26. Tage als entodermale Ausbuchtungen vorhanden, nur die 2., d. h. hinter dem Hyoidbogen gelegene, ist zur Spalte durchgebrochen. Die 4 hinteren Spalten folgen erst später. Nachdem sie schon am 30. Tage das Ektoderm erreicht haben, brechen sie doch erst am 50. Tage zu offenen Spalten durch. Dies hängt mit der Entwickelung der Arterienbogen zusammen. Während am 40. Tage die Arterie des Hyoidbogens noch mächtig, die Gefäßbogen der 4 hinteren Kiemenbogen dagegen sehr schmächtig sind, erfahren letztere vom 50.—56. Tage eine starke Erweiterung unter Verkümmerung der Hyoidbogenarterie, und damit werden die hinteren Kiemenbogen nicht nur stärker, sondern sie rücken auch auseinander, und die Spalten öffnen sich weit. Im wesentlichen in gleicher Weise vollzieht sich die Ausbildung der Kiemenspalten bei anderen Knochenfischen. Rhodeus, Lophius, Cyprinus (MAURER L. 1. 1886).

Ich schließe hier noch die accessorischen Kiemenorgane an, die in mannigfaltiger Weise bei Knochenfischen bestehen. Es sind dies paarige Ausbuchtungen der Kiemenhöhle, die dorsalwärts in Anpassung an Fortsatzbildungen der oberen Segmente von Kiemenbogen sich entwickeln. Zu welcher Zeit sie in der Ontogenese auftreten, kann ich nicht angeben. Im allgemeinen handelt es sich hier um Bildungen, die sich auf die Klasse der Teleostier beschränken. Von Bedeutung erscheinen mir nicht diese dorsalen Ausbuchtungen der ganzen Kiemenhöhle, sondern solche, die hinter dem letzten Kiemenbogen bestehen. Solche finden sich bei Clupeiden dorsal über der letzten Kiemenspalte, bei Scariden aber ventral hinter dem letzten Kiemenbogen, vor und zur Seite von dem unteren Schlundknochen (SAGEMEHL). Sie scheinen mir deshalb von Bedeutung, weil bei Teleostiern die postbranchialen Körper fehlen, und es fragt sich, ob wir in solchen Ausbuchtungen nicht deren Homologa zu erblicken haben.

Amphibien. Bei Urodelen, deren Entwickelung bekannt ist (Triton, Salamandra, Siredon, Salamandrina, Necturus, Ichthyophis, Hypogeophis) entstehen die Schlundspalten wie bei Fischen, von vorn nach hinten fortschreitend. Es kommen 5 Schlundfalten zur Anlage, die, z. B. bei Siredonembryonen von 7 mm Länge, das Ektoderm erreichen. Unmittelbar nachdem die Larve das Ei verlassen hat, kommen die Spalten zum Durchbruch. Die 1. öffnet sich überhaupt nicht. Das Entoderm zieht sich sehr rasch vom Ektoderm wieder zurück. Von der 2. Spalte an rückwärts fortschreitend, öffnen sich die 4 Spalten, welche bei Larven von 9,5 mm Länge alle offen sind. Die Kiemenspalten von Proteus, Menobranchus verhalten sich in ihrer ersten Bildung ähnlich

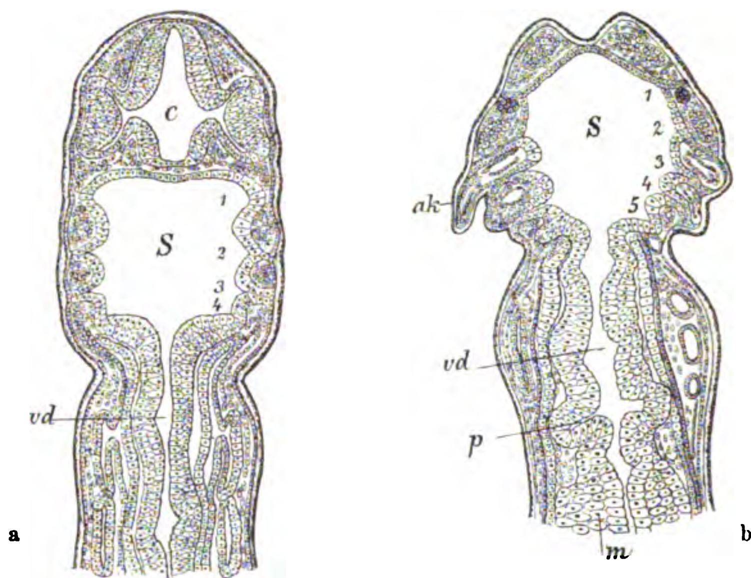


Fig. 84a und b. Horizontalschnitte des Vorderkörpers junger Bombinatorlarven (nach GÖTTE), a jüngere, b ältere Larve. *S* Schlund; *1—5* Kiementaschen. *vd* Vorderdarm. *p* Pancreas ventrale. *ak* äußere *1.* Kieme.

wie die von Triton und Siredon, (ZELLER, WIEDERSHEIM, Miss PLATT L. 1. 1896), auch zeigen die Gymnophionen keine wesentliche Abweichung, trotz des Dotterreichtums der Eier, der eine partielle Furchung veranlaßt. P. und F. SARASIN (A. L. III. 7. 87—93) gaben von jungen Embryonen von Ichthyophis an, daß sie 5 Schlundtaschen zeigen; 2 von diesen bleiben nach dem Durchbruch als offene Spalten während des Wasserlebens bestehen. Sie treten nicht offen zu Tage, weil sie im Grunde einer engen Grube liegen. Auch bei Hypogeophis bilden sich nach BRAUER die Schlundspalten wie bei Ichthyophis. Die 1. zwischen Mandibular- und Hyoidbogen bestehende Spalte ist ebenfalls längere Zeit offen.

Auch bei Anurenlarven treten die 5 Schlundspalten in gleicher Weise auf. Die Ausbildung der äußeren Kiemen eilt bei Rana dem Durchbruch der Schlundspalten voraus. Die 1. Spalte kommt nicht zu weiter Oeffnung. Die entodermale Tasche erreicht das Ektoderm,

bildet einen Gang, der kaum ein Lumen besitzt, und löst sich sehr rasch wieder vom Ektoderm ab.

Die 2. und 3. Spalte öffnen sich bei Larven von 6 mm Länge bei Rana esculenta. Fig. 84a und b zeigt die Spalten vor und nach Durchbruch. Die 2 hinteren sind bei 7 mm langen Larven ebenfalls durchgebrochen. Bufo und Bombinator stimmen damit überein (Götte A. L. III. 7. 1875, Gasser A. L. III. 7. 1882, Orr A. L. III. 7. 1883, Maurer L. 1. 1888).

Bei Anuren, deren Eier reichlichen Dotter besitzen, bilden sich die Schlundspalten schon zu einer Zeit, wo der Kopf noch nicht ganz vom Dotter sich abgehoben hat, so daß bei Alytes und Phylomedusa Zustände auftreten, die den Befunden von Ganoiden ähnlich sind (Budgett A. L. III. 7. 1899).

Reptilien. Bei Reptilien kommen nach den meisten Autoren 5 Schlundtaschen zur Ausbildung, dahinter der postbranchiale Körper. Doch liegen hier die 4. und 5. sehr nahe zusammen, und die 5. ist nur von sehr kurzem Bestand. Auch hier folgen sie sich, von vorn nach hinten fortschreitend, in der Anlage. van Bemmelen (L. 1. 1887) untersuchte zuerst die Schlundspalten der Reptilien genauer, und zwar bei Lacerta, Tropidonotus, Trigonocephalus, Chelonia viridis. Ueberall fand er 5 Schlundtaschen angelegt, ebenso wie Rathke, Born (1883), Hoffmann. De Meuron (1886) fand bei Lacerta nur 4 Spalten, ebenso ich (1899). Neuerdings wurden von Peter 5 Taschen beschrieben. Auch bei Anguis (Nicolas 1897), Crocodilus (Voeltzkow 1899), Hatteria (Dendy 1899 und Schauinsland 1899) bestehen gleiche Verhältnisse.

Die Schlundtaschen der Schildkröten sind durch van Bemmelen und Mitsukuri bekannt geworden; bei Chelonia viridis legen sie sich nach van Bemmelen in gleicher Weise wie bei der Eidechse an. Es treten 5 Taschen auf. Die 3 ersten brechen für kurze Zeit zu Spalten durch. Von der 4. hält es van Bemmelen ebenfalls für wahrscheinlich. In der weiteren Ausbildung verschieben sich die äußeren Oeffnungen nach hinten. Die Bogen überlagern sich dachziegelartig. Besonders die 2. Spalte verschiebt sich stark nach hinten. Das deutet auf ein starkes Wachstum des 2. Schlundbogens, wie es Rabl auch für Säugetiere beschrieb.

Nach der neuesten Arbeit von Peter erscheint die 1. Schlundtasche bei Embryonen von Lacerta mit 6 Urwirbeln. Sie erreicht das Ektoderm bei Embryonen mit 10 Urwirbeln. Bei Embryonen mit 16 Urwirbeln beginnt die erste Spalte an ihrem dorsalen Ende durchzubrechen. Die 2. Schlundtasche erreicht das Ektoderm. Die 3. Schlundtasche tritt erst bei Embryonen mit 21 Urwirbeln auf. Der Durchbruch der 2. Spalte beginnt bei Embryonen mit 25 Urwirbeln, ebenfalls an ihrem dorsalen Ende. Die 1. Spalte ist hier schon ganz offen. Es erfolgt dann bald auch der Durchbruch der 3. Spalte. Ob die 4. Spalte durchbricht, ist nicht sicher, jedenfalls erreicht sie das Ektoderm. Eine 5. Spalte soll als ventralwärts gerichtete Ausbuchtung bestehen, auch vorübergehend das Ektoderm erreichen, sie kommt nicht zum Durchbruch. Hinter dieser folgt der postbranchiale Körper.

Auch der folgende Verschluß der Spalten erfolgt an der 1. Spalte zuerst, dann schließt sich die 2. und 3.

Vögel. Bei den Vögeln treten nach den Angaben aller Autoren 4 Schlundspalten auf. Am meisten wurde das Hühnchen untersucht,

ferner die Ente, die Taube, der Sperling, der Wellensittich Apteryx u. a. (His L. 1. 1886. Kastschenko L. 1. 1887, van Bemmelen 1887, de Meuron, Parker A. L. III. 9. 1891, Braun, Verdun 1898).

Die Schlundtaschen des Hühnchens treten von vorn nach hinten fortschreitend auf. Die erste Schlundtasche bildet sich nach Keibel (A. L. II. 1900) gegen Ende des 2. Bebrütungstages, unmittelbar nachher erscheint die 2. Tasche, und am Ende des 2. Tages erscheint die 3. Tasche. In der Mitte des 3. Tages bildet sich die 4. und letzte Schlundtasche. Am Ende des 3. Tages tritt der postbranchiale Körper auf.

In der gleichen Reihenfolge erreichen die Taschen das Ektoderm und brechen zu offenen Spalten durch. Gegen Ende des 3. Tages bricht zuerst die 1. Spalte durch, am Ende dieses Tages folgt der Durchbruch der 2. Im Verlaufe des 3. Tages erreichten auch die 3. und 4. Tasche des Ektoderm, brechen aber nicht durch. Die 3. Spalte bricht nur sehr wenig und für kurze Zeit, wenige Stunden durch, nach Verdun von der 140.—148. Stunde der Bebrütung. Die 4. Spalte kommt überhaupt nicht zum Durchbruch. Zur Zeit des Verschlusses der 3. Spalte sind die beiden ersten noch weit offen. Danach sind die Angaben von Mall, der einen Durchbruch der Spalten bei Vögeln bestreitet, widerlegt.

Säugetiere. Auch bei Säugetieren bilden sich die Schlundtaschen wie bei niederen Wirbeltieren aus, und zwar in der Vierzahl. Sie bilden sich als paarige Divertikel der Kopfdarmhöhle aus, die erste zuerst, die folgenden sich der Reihe nach anschließend.

Bei Echidna erfolgt auch offenbar in gleicher Reihenfolge der Durchbruch der Spalten nach außen, nachdem die entodermalen Taschen das Ektoderm erreicht haben. Ich habe ein junges Stadium abgebildet, in welchem die beiden ersten Spalten als weit offene Kanäle nach außen münden, während die 3. und 4. Spalte noch geschlossen sind. Auch die 3. Spalte öffnet sich in Form eines Kanales nach außen für kurze Zeit. Die 4. Schlundtasche besitzt zwar als solche ein weites Lumen, erreicht auch das Ektoderm, ob sie aber zu einem offenen Kanal durchbricht, ist zweifelhaft. Jedenfalls bestehen die 3 ersten Schlundspalten gleichzeitig eine kurze Zeit lang als offene Spalten. Sie schließen sich rasch wieder, indem sie einer Reihe von Organen den Ursprung geben, wovon später.

Von anderen Säugetieren sind die Schlundtaschen in ihrer ersten Anlage übereinstimmend bekannt. Es bestehen Kontroversen nebensächlicher Natur darüber, ob sie zu Spalten durchbrechen oder nicht. His vertritt die Ansicht, daß die entodermalen Taschen sich zwar vorübergehend dicht dem Ektoderm anschließen, aber kein Durchbruch eintritt. Dasselbe giebt er für den Menschen an. Keibel (A. L. II. 1897) schildert es ebenso beim Schwein, bei welchem die erste Schlundtasche am Anfang der 3. Woche auftritt. Ihr folgt unmittelbar die 2. In der Mitte der 3. Woche erreichen die beiden ersten Taschen das Ektoderm, und am 16. bis 17. Tage tritt die 3. Tasche auf, unmittelbar darauf auch die 4. Am 18. bis 19. Tage legt sich auch die 3. Tasche an das Ektoderm an. Die 4. erreicht es überhaupt nicht. Die Angabe von Mall (1887), daß sowohl bei Nagern, wie bei Säugetieren die Spalten intra vitam überhaupt nicht durchbrechen, ist vielfach wiederlegt. Für die Säugetiere und den Menschen schlossen sich der His'schen

Auffassung BORN (1883), KÖLLIKER und PIERSOL (1888) an. Doch wird auch von HIS zugegeben, daß der Abschluß der Spalten durch eine nur aus Ektoderm und Entoderm gebildete Verschlußplatte die Regel bilde. Das schließt Ausnahmen nicht aus. KOLLMANN (A. L. II. 1898) giebt neuerdings an, daß beim Menschen die 1. Schlundspalte wahrscheinlich vorübergehend durchbreche, die folgenden dagegen nicht zum Durchbruch gelangten. Hingegen führt er bei Besprechung der Kiemenfisteln an, daß solche beim Menschen durch das Offenbleiben hinterer Kiemenspalten zustande kämen. Daraus folgt, daß gelegentlich auch an hinteren Spalten, wenigstens der 2. und 3. ein Durchbruch vorkommt. KASTSCHENKO (1887) und LIESSNER (1889) halten auch an der Auffassung fest, daß normal ein vorübergehender Durchbruch bei Vögel- und Säugetierembryonen bestehe.

Die Frage ist nicht von wesentlicher Bedeutung. Die Schlundspalten haben bei Amnioten keine respiratorische Funktion, und wenn sie sich überhaupt nicht mehr öffnen, so wäre dies nur ein durchaus verständlicher Fortschritt in ihrer Rückbildung. Ob die offenen Spalten als Kommunikationsöffnungen der Darmhöhle mit der Umgebung vorübergehend Bedeutung für die Ernährung des Embryo haben, die Mundöffnung also gleichsam vorübergehend ergänzen, ist eine noch nicht spruchreife Frage. Bei der Rückbildung der Schlundtaschen geben sie auch bei Säugetieren und dem Menschen einer Anzahl epithelogener Organe den Ursprung, auf die später einzugehen ist.

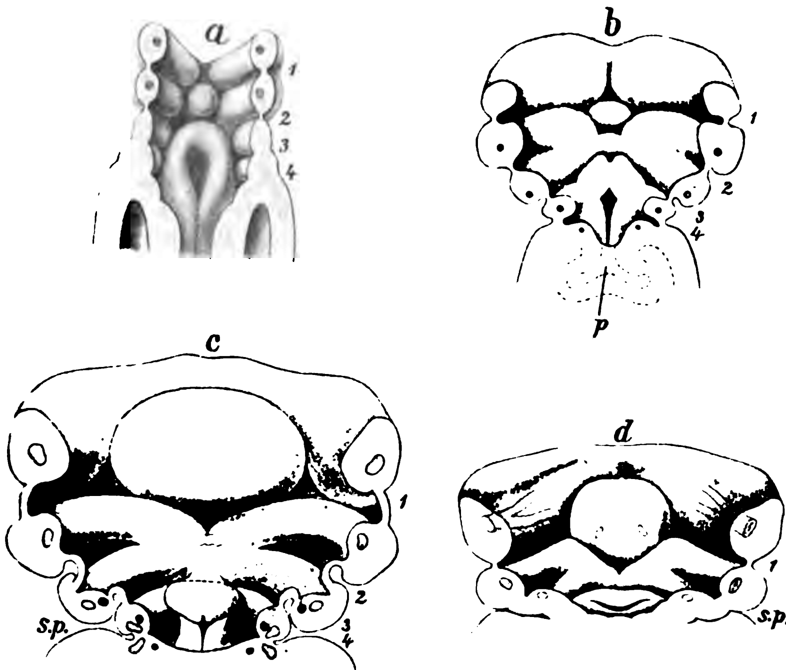


Fig. 85 a—d. Anlagen der Schlundtaschen beim Menschen, Ventralwand der Mundrachenhöhle, nach HIS. a Embryo, 2,15 mm lang, b Embryo, 4,25 mm lang, c Embryo, 10 mm lang, d Embryo, 12,5 mm lang. *1—4* Schlundtaschen. *sp* Sinus praecervicalis. *p* Lunge.

Mit Hinblick auf die Entwickelung der Thymus führe ich die von His (L. 1. 1886) geschilderte Umbildung der Kiemenregion bei Säugetieren an, die von Rabl (1892) modifiziert wurde. Nach His rücken die Schlundbogen wie die Züge eines Fernrohrs übereinander, so daß von außen gesehen, der 4. zuerst vom 3., dann dieser vom 2. umgriffen und zugedecckt wird, während an der inneren, dem Rachen zugewandten Fläche der 4. Bogen sich über den 3. und dieser sich über den 2. lagert (s. Fig. 85). Indem von hinten her die hinteren Bogen von der sich voluminös entfaltenden Halswand überlagert werden, bildet sich nach His der Sinus praecervicalis, der auch für die Thymusbildung Bedeutung haben sollte, was indessen widerlegt ist.

Rabl bezeichnet den genannten Sinus als s. cervicalis und läßt ihn auf eine Weise zu stande kommen, die ihn phylogenetisch verständlich macht. Es soll ein direktes Ueberwachsen des 2. Bogens über die hinteren stattfinden, so daß sie wie vom Kiemendeckel überdeckt erscheinen. Der 2. Bogen würde dann dem Operculum der Fische entsprechen.

b) Die Entwickelung der Kiemen.

Die Kiemenbildungen der Fische treten als äußere und innere auf. Bei Amphioxus entwickeln sie sich als faltenförmige Erhebungen der vorderen und hinteren Wandung der Kiemenspalten. Es sind innere Kiemen. Ebenso sehen wir sie bei Cyclostomen als faltenförmige Erhebungen der Schleimhaut der mittleren Abschnitte der Kiemengänge, die zu Kiemensäcken ampullenartig erweitert sind.

Bei Selachiern entstehen die sogenannten äußeren Kiemen, welche während der Embryonalentwickelung von Bedeutung sind, als kleine Höckerchen an dem Hinterende der einzelnen Kiemenbogen. Ueber die Zeit ihres Auftretens verdanken wir Rabl (L. 2. 1889) genaue Angaben. Sie treten als papilläre Bildungen auf. Die Bildung der Kiemenfäden beginnt am Hyoidbogen und schreitet nach hinten fort. Nachdem die Fäden des 6. Bogens gebildet sind, erscheinen die Spritzloch-Kiemenfäden, nach Rabl bei Pristiurus 4 Fäden, nach Dohrn 5—6. Die Angaben Balfour's, Dohrn's und Rabl's stimmen nicht ganz überein, ich folge letzterem. Jeder Kiemenfaden erscheint zuerst als kleines, rundliches Knötchen. Es wächst dann in die Länge, und zwar tritt zuerst der mittlere Faden auf, dann folgen andere dorsal und ventral fortschreitend. In derselben Weise entstehen auch bei Ganoiden und Teleostiern die Kiemen als Papillen, und zwar zu zwei Längsreihen an jedem Kiemenbogen. Bei einigen Formen bilden sie wie bei Selachiern lange, fadenförmige äußere Kiemen (Acipenser, Pleuronectes, Cobitis).

Bei Ganoiden und Teleostiern entwickelt sich, vom Hyoidbogen ausgehend, eine Hautfalte jederseits, welche zum Kiemendeckel nach hinten auswächst und im Opercularapparat wichtige Skeletteile birgt. Auch im Bereich der bei Selachiern zum Spritzloch umgebildeten 1. Kiemenspalte entsteht eine kleine Spritzlochkieme in gleicher Weise wie die wahren Kiemen, doch stellt sich eine andere Einschaltung in den Kreislauf her als bei letzteren. Sie wird mit Kiemenvenen-, also arteriellem Blut gespeist und giebt die Arteria ophthalmica ab, kann also keine respiratorische Bedeutung haben. Außerdem wird diese Bildung bei manchen Teleostiern von Schleimhautfalten überwachsen (verdeckte Pseudobranchien, Joh. Müller). Daß auch diese bedeckten Pseudo-

branchien in der Ontogenese frei entstehen und erst allmählich durch Verwachsung von Schleimhautfalten die Beziehung zur freien Oberfläche der Kiemenhöhle einbüßen, ist wenigstens für den Hecht nachgewiesen (MAURER 1883). Die bei Ganoiden noch mächtig entwickelte Kiemendeckelkieme kommt bei Teleostiern nicht mehr zur Anlage (DOHRN).

Unter Dipnoern treten äußere Kiemen bei Lepidosiren (KERR A. L. III. 6. 1900) (Fig. 86) und Protopterus (BUDGETT) in der Vierzahl jederseits auf, während bei Ceratodus keine zur Ausbildung kommen (SEMON A. L. III. 6. 1893).

Bei Amphibien bilden sich zwei Generationen von Kiemen. Die ersten entwickeln sich als Hautstummel an den dorsalen Enden der Kiemenbogen in verschiedener Zahl (bei Salamandrinen entstehen meist 3 auf jeder Seite). Sie entstehen als kleine Hautpapillen, welche überzogen sind von ektodermalem Epithel und im Innern embryonales Bindegewebe zeigen, in welchem eine Gefäßschlinge eingelagert ist, die dem Arterienbogen entstammt. Von diesen Papillen entsteht die des ersten wahren Kiemenbogens zuerst, darauf folgt die des zweiten und dann des dritten Bogens. Maxillar- und Hyoidbogen tragen keine Kiemen.

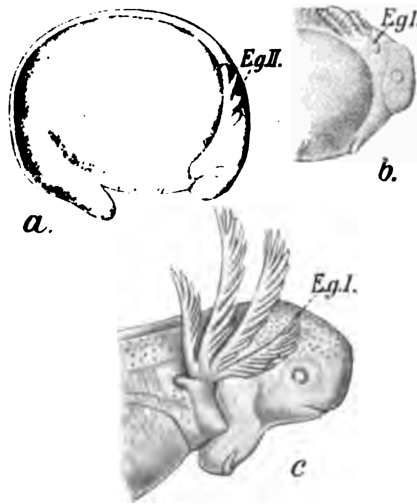


Fig. 86 a—c. Entwickelung der äußeren Kiemen von Lepidosiren (nach KERR), a 3 Tage, b 4 Tage, c 24 Tage nach dem Ausschlüpfen. *Eg. I* erste, *Eg. II* zweite äußere Kieme.

Bei Tritonen kommt am Mundwinkel ein einfacher kolbiger Fortsatz jederseits zur Ausbildung. Seine phylogenetische Bedeutung ist noch nicht aufgeklärt. Daß er keine Kieme ist, ergiebt sich aus der Art seiner Einschaltung in den Blutkreislauf. Er enthält eine Gefäßschlinge, deren zuführendes Gefäß einer Kiemenvene entstammt, und deren abführendes Gefäß in die Körpervenen übergeht. Hautsinnesorgane sind ebenfalls nicht in dem ihn überziehenden Epithel enthalten (MAURER 1888).

Wie diese Gebilde den Anuren fehlen, so sehen wir auch die Entwickelung der Kiemen bei Urodelen und Anuren in verschiedener Weise weiter verlaufen.

Bei Urodelen sprossen die äußeren Kiemenstummel weiter aus, und es bilden sich 2 Reihen von sekundären Papillen an ihnen, welche schwanz- und medialwärts gerichtet sind. Diese Papillen strecken sich zu Fäden verschiedener Länge, in welchen ein engmaschiges Kapillarnetz aus den Kiemenarterien gespeist wird. Während diese äußeren Kiemen an den dorsalen Enden der vier hinteren Kiemenbogen aussprossen, wächst in der Länge des knorpeligen Bogens selbst die lamellöse Kiemenplatte aus, deren bindegewebige Grundlage nur von einem spärlichen Kapillarnetz durchsetzt ist. Nicht alles Blut

durchströmt die Kiemenkapillaren, es besteht vielmehr eine direkte Anastomose zwischen dem Kiemenarterienstamm und der entsprechenden Kiemenvene, der Rest des zuerst angelegten einfachen Arterienbogens, der bei der Metamorphose sich wieder zum bleibenden Arterienbogen erweitert. In besonders voluminöser Entfaltung bilden sich die äußeren Kiemen bei Salamandra atra, wo sie während der intrauterinen Entwickelung des Embryo zur Atmung und Ernährung dienen.

Die Gymnophionen (Epicrium glutinosum) verhalten sich in der Ausbildung ihrer Kiemenspalten gerade wie die Urodelen. Nach SARASIN (A. L. III. 7. 1885) bestehen schon bei jungen Embryonen von Epicrium glutinosum 5 Kiemenspalten, von welchen 3 starke äußere Kiemenbüschel wie Straußenfedern entwickeln. Diese dienen offenbar außer der Atmung auch der Ernährung, indem sie in der Eiflüssigkeit beständig bewegt werden. Die äußeren Kiemen sind hier reine Embryonalorgane, da sie schon von den Embryonen abgeworfen werden. Die im Wasser lebenden Larven besitzen nur jederseits eine Kiemenöffnung, in derem Grund 3 rudimentäre Kiemenplatten am 3.—5. Kiemenbogen bestehen. Später bei Tieren von 16 cm Länge schließen sich die Spalten und die gemeinsame Oeffnung, indem dann die Tiere zum Landleben übergehen. Bei Hypogeophis schwinden nicht nur die äußeren Kiemen, sondern auch die Kiemenspalten völlig schon beim Embryo im Ei, da dieser Form ein Wasserleben nicht mehr zukommt (BRAUER A. L. III. 7. 1899).

Bei Anuren entwickeln sich kompliziertere Kiemenbildungen. Die zuerst sich anlegenden Kiemen der Larven entsprechen den äußeren Kiemen der Urodelen und entstehen gleichfalls als Papillen an den 3 Kiemenbogen hinter dem Hyoidbogen bei Larven von 5—6 mm Länge. Indessen sind sie von sehr kurzem Bestand, da alsbald die Entwickelung der inneren Kiemen (Larven von 9 mm Länge) sich anschließt. Diese bilden sich als Stummel von der lateral und schwanzwärts gerichteten Konvexität der knorpeligen Kiemenbogen aus und wachsen unter terminaler Teilung zu sehr komplizierten Büscheln aus. Etwas später, als die Anlage dieser inneren Kiemen sich bildet, sprossen ihnen gegenüber an der medial- und vorwärts gerichteten Koncavität eines jeden Kiemenbogens Leistchen aus, welche zu dem komplizierten Filterapparat der Larven sich entfalten (BOAS L. 1. 1882, EILHARD SCHULZE L. 1. 1888). Da in diese Bildungen Kiemenvenen Blut zuführen, haben sie nicht als Kiemenapparat zu gelten.

Eine kurze Zeit lang entwickeln sich innere und äußere Kiemen gleichmäßig weiter. Bei Larven von 13 mm Länge sind die äußeren Kiemen noch stark entwickelt, und auch die inneren Kiemen bilden schon reich verzweigte Bäumchen. Inzwischen hat sich eine Hautduplikatur gebildet, welche, von den beiden Hyoidbogen nach hinten auswachsend sehr rasch die dahinter gelegenen Kiemenbogen mit den äußeren Kiemen umschließen. So verkümmern die in der auf solche Weise gebildeten Kiemenhöhle eingeschlossenen langen äußeren Kiemenfäden sehr rasch. Bei 17 mm langen Kaulquappen sind sie nur noch als kurze, stark pigmentierte Stummel nachweisbar. Zugleich haben sich die inneren Kiemenbüschel stark entfaltet und übernehmen die Respiration der Larven. Die beiden Hyoidfalten bleiben rein häutige Bildungen, welche so weit die Kiemenbogen umwachsen, daß nur eine kleine rundliche Oeffnung an der linken ventralen Fläche als Kommunikation nach außen bestehen bleibt. Diese Bildungen spielen sich

vom 7. bis 10. Tage, nachdem der Embryo das Ei verließ, ab. so daß die inneren Kiemen während der größten Dauer des Larvenlebens die respiratorische Funktion ausüben. Die Bedeutung der äußeren Kiemen beschränkt sich auf die 1. Woche des Larvenlebens. Die Rückbildung der Kiemen zur Zeit der Metamorphose führt zugleich zur Bildung bestimmter Reste und ist bei den Derivaten der Schlundspalten zu betrachten. Solche bestehen auch bei Amnioten, bei welchen es zur Ausbildung von respiratorischen Kiemen überhaupt nicht mehr kommt.

c) Die im Bereich der Kiemenhöhle sich bildenden epithelogenen Organe.

Die hier zu betrachtenden Organe teilen wir in zwei Gruppen ein. Die erste ist durch Gebilde dargestellt, welche neben den respiratorischen Kiemen und offenen Kiemenspalten sich entwickeln, also auch gleichzeitig mit solchen bestehen, das sind die Schilddrüse, die Thymus und die postbranchialen Körper (Suprapericardialkörper VAN BEMMELEN). Die Organe der 2. Gruppe setzen die Rückbildung der Kiemen und den Verschluß der Kiemenspalten voraus, aus deren epithelialer Auskleidung sie entstehen. Dies sind die Kiemenreste der anuren Amphibien, welche sich nur auf diese Formen beschränken und die Epithelkörperchen, welche zuerst bei Amphibien auftreten, ferner aber bei sämtlichen Amnioten nachgewiesen worden sind.

Für die erste Kenntnis der ersten Gruppe dieser Organe sind die Arbeiten von REMAK, KÖLLIKER, W. MÜLLER, HIS, DOHRN und VAN BEMMELEN am bedeutungsvollsten. Die Entwickelung der Organe der zweiten Gruppe wurde zuerst bei Amphibien von MAURER aufgeklärt.

REMAK fand die mannigfaltigen Nebenschilddrüsen, Körperchen und Cysten, die erst in jüngster Zeit hinsichtlich ihrer Genese erkannt wurden. KÖLLIKER verdanken wir die Erkenntnis, daß die Thymus epithelialer Herkunft ist. W. MÜLLER (L. 1. 1871) weist die erste Anlage der Schilddrüse nach, HIS (L. 1. 1891) erkannte die Bedeutung des Foramen coecum (Ductus thyreoglossus), und DOHRN fand die Anlage der Thymus bei Selachiern als Derivat der dorsalen Kiementaschen. VAN BEMMELEN (1885) endlich fand den Suprapericardialkörper (postbranchialen Körper).

α) Die Schilddrüse.

Die Anlage der Schilddrüse entwickelt sich bei allen Wirbeltieren gleichartig und zeigt keine Beteiligung von Kiemenspalten, da sie offenbar ein viel älteres Organ als diese darstellt. Sie läßt aber eine gleichartige topographische Beziehung zu den Kiemenspalten überall erkennen. Ihr Mutterboden ist die ventrale Wandung der Kopfdarmhöhle in ihrem vorderen Abschnitt. Hier entsteht in der Mittellinie eine unpaare Ausstülpung des Epithels ganz nach Art der Drüsen. Bei Amphioxus und Ammocoetes teilt sich der schlauchförmige Drüsenkörper gabelig und erhält seine offene Mündung in die Kopfdarmhöhle. Hierdurch ergiebt sich das Organ als mit der bei Tunicaten bestehenden Hypobranchialrinne homolog (W. MÜLLER L. 1. 1871). Das diesen Schlauch auskleidende Epithel sondert sich in Zellen, welche Flimmerhaare tragen, und solche, die Schleim secernieren. Bei Petromyzon verliert das Organ, welches bei Ammocoetes seine Mündung in die Kopfdarmhöhle noch besaß, diesen Zu-

sammenhang. Dabei teilt es sich in eine große Zahl geschlossener Bläschen, die, von hohem Cylinderepithel ausgekleidet in ihrem Lumen kolloide Substanz enthalten (A. Schneider (L. 1. 1878).

Bei allen gnathostomen Wirbeltieren tritt die Anlage der Schilddrüse sehr frühzeitig, vor dem Durchbruch der ersten Kiemenspalte auf als Ausstülpung des Epithels der ventralen Schlundwand in der Mittellinie zwischen der 1. und 2. Schlundtasche, so daß die bläschenförmige Anlage gerade in die vordere Gabel des Herzschlauchs zu liegen kommt. Dies Gebilde schnürt sich sofort nach seiner Bildung von seinem Mutterboden ab und liegt dann als geschlossenes Bläschen noch kurze Zeit an der angegebenen Stelle. Sehr bald macht es, infolge eigenen Wachstums und der weiteren Entwickelung der Arterienbogen vom Herzen aus, Aenderungen seines Baues und seiner Lage in verschiedener Weise durch.

Bei Selachiern besteht die Anlage in der angegebenen Form bei Acanthias und Raja vor der Teilung des Kiemenarterienstammes in seine beiden vordersten Aeste.

Bei Knochenfischen ist dies Organ bei der Forelle genau untersucht und entsteht als muldenförmige Ausstülpung des Epithels, die sich im Verlauf von 7 Tagen von seinem Mutterboden ablöst. Fig. 87 zeigt es kurz vor der Ablösung. Das kugelige Bläschen,

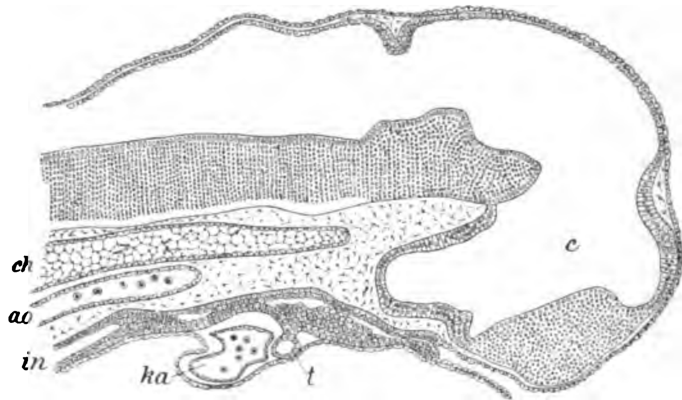


Fig. 87. Medianer Sagittalschnitt des Kopfes eines Forellenembryo von 35 Tagen *t* Schilddrüsenanlage. *ch* Chorda. *ao* Aorta. *in* Oesophagus. *ka* Kiemenarterienstamm. *c* Gehirn (Maurer).

von einfach kubischem Epithel ausgekleidet, streckt sich in die Länge und rückt an die ventrale Fläche des nun in die Länge gewachsenen Kiemenarterienstammes. Kolloid tritt schon 6 Tage nach seiner Abschnürung im Lumen auf. Nun treten unter Vermehrung der Wandungszellen solide Zellsprossen am Mutterbläschen auf, die sehr rasch ein selbständiges Lumen unter Kolloidbildung erhalten und sich dann vom Mutterbläschen ablösen.

Indem dieser Prozeß rasch weiterschreitet und gleichzeitig mit der Ausbildung und dem Längenwachstum des Kiemenarterienstammes verläuft, wird schon nach 3 Wochen etwa ein Zustand der Art hergestellt, daß der ganze Kiemenarterienstamm umlagert ist von Gruppen

von Schilddrüsenbläschen. Diese liegen teils ventral, teils dorsal von jenem, auch in den Gabeln seiner Aeste angeordnet.

Während bei der Forelle somit die Schilddrüse niemals zu einem paarigen Organe wird, bildet sie sich bei Amphibien stets zu einem solchen aus. Die erste Anlage wurde von W. MÜLLER genau beschrieben. Sie entsteht auch hier zuerst als Ausbuchtung der ventralen Schlundwand, wird aber dann ein solides, knospenartige Gebilde, so daß bei Anuren wie Urodelen ihre solide Anlage in der vorderen Teilungsgabel des Herzschlauchs liegt (Fig. 88). Sie schnürt sich sofort vom Mutterboden ab. Unter Anuren sind diese Vorgänge bekannt von Rana esculenta und temporaria, Bombinator igneus, Bufo cinereus, Hyla u. a. Von Urodelen wurden Triton, Siredon, Necturus untersucht. Die durch Teilung der medianen Anlage entstandene paarige Drüse bleibt bei Anuren stets sehr tief, unmittelbar ventral unter dem Zungenbeinkörper liegen, während sie bei Urodelen eine oberflächlichere Lage erwirbt.

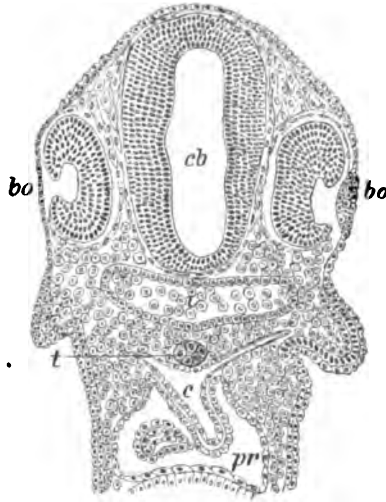


Fig. 88. Triton Taeniatus, Horizontalschnitt des Kopfes, 22 Tage nach der Ablage des Eies, 2 Tage nach dem Ausschlüpfung, *t*. Anlage der Schilddrüse, *cb*. Gehirn. *bo*. Bulbus oruli. *i*. Mundhöhle. *c*. Herzschlauch. *pr*. Pericardium (MAURER).

Bei Sauropsiden zeigt die Schilddrüse sich in derselben Weise angelegt. Sie bildet eine halbkugelförmige Ausbuchtung der ventralen Schlundwand in der Mittellinie zwischen der medianen Verbindung der beiden Mandibular- und Hyoidbogen. Nach ihrer Abschnürung liegt sie als kugeliges, mit Cylinderepithel ausgekleidetes Bläschen in der vorderen Teilungsgabel des Herzschlauchs. Bei der Natter, Schildkröte, Krokodil besteht nach VAN BEMMELEN die gleiche Anlage, ebenso bei Anguis (PRENANT), Lacerta (DE MEURON, VAN BEMMELEN, MAURER und Hatteria (DENDY). Nachdem das primäre Bläschen unter Vermehrung seiner Elemente zu einem kompakten Organ aus epithelialen Schläuchen geworden, wächst es bei Lacerta zu 2 Lappen aus, gewinnt also einen bilateral, symmetrischen Bau. Die beiden Lappen bleiben aber median vereinigt, und das Organ liegt wie ein Zwerchsack dem Anfang der Trachea an deren ventraler Fläche an. Im Inneren kann man lange Zeit ein kanalartiges Lumen als Rest des weit ausgezogenen Lumens des ersten Bläschens nachweisen. Dieser Kanal ist meist mit Cylinderepithel ausgekleidet. An diesen Kanal schließen sich, ohne mit seinem Lumen zu kommunizieren, die zahlreichen mit Kolloid gefüllten Bläschen von verschiedener Größe und Form an, die mit kubischem Epithel ausgekleidet sind. Beim Vogel (Hühnchen) trennt sich die Anlage und wird zu einem paarigen Organ, welches den großen Blutgefäßen des Halses angelagert ist (VERDUN).

Die Anlage der Säugetierschilddrüse war lange Gegenstand von Kontroversen. Zweifellos kommt ihr die gleiche mediane Lage zu,

wie bei anderen Wirbeltieren. Sie entsteht an der gleichen Stelle und in derselben Form, wie sie bei Sauropsiden angegeben wurde (Fig. 89). Die von Wölfler (1880), Stieda (1881) und Born (1883) angegebene paarige Anlage entspricht dem postbranchialen Körper und ist bei diesem zu berücksichtigen. Die unpaare Anlage wurde bei Vertretern fast sämtlicher Säugetierklassen gefunden (Monotremen, Insectivoren, Carnivoren, Nagern, Wiederkäuern, Schwein, Mensch). Bei den meisten bleibt sie, wie beim Menschen, ein einheitliches Organ, aus 2 seitlichen Lappen bestehend, die durch einen medianen Isothmus verbunden sind. Bei

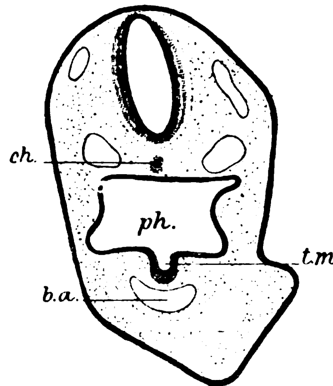


Fig. 89a.

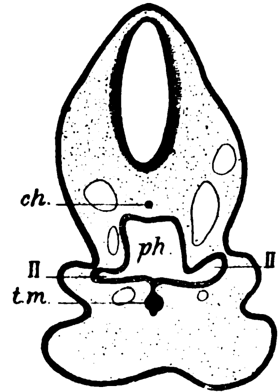


Fig. 89b.

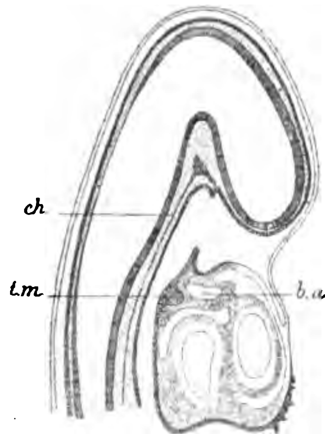


Fig. 89c.

Fig. 89a—c. Mediane Schilddrüsenanlage von Säugetieren: a Querschnitt des Vorderkopfs eines Embryo von Talpa, 1 mm Länge; a eines Talpaembryo von 4 mm Länge; c medianer Sagittalschnitt des Kopfes eines Kaninchenembryo am 9. Tage. *tm* Schilddrüse. *ph* Mundhöhle. *ch* Chorda. *ba* Bulbus arteriosus (aus Verdun).

anderen tritt eine Teilung in rechten und linken Lappen ein. Sie folgt dem in die Brust herabrückenden Herzen in verschiedenem Maße: bei Echidna (Maurer 1899) sehr weit, so daß sie hier im Thorax, dem Ende der Trachea nahe der Bifurkation angeschlossen erscheint, bei anderen Formen behält sie, wie beim Menschen, eine höhere Lage, am Halse, dem Anfang der Trachea angelagert. Die erste Bildungsstätte der Schilddrüse bleibt im Foramen coecum der Zunge meist erkennbar erhalten (His 1886), zuweilen setzt dieses sich in einen Canalis thyreoglossus von verschiedener Länge fort. Derselbe kann auch seinen Zusammenhang mit dem Processus pyramidalis der Schilddrüse behalten, ohne jedoch einen Ausführgang darzustellen. Man findet auch in gleichen Stadien der Ontogenese sehr verschiedene Bilder. Das erste Bläs-

chen wächst unter Vermehrung seiner Elemente. Das erste Lumen wird dadurch ausgefüllt, und durch Eindringen von Bindegewebe von der Peripherie her wird die Zellenmasse in Schläuche zerteilt, die sich verschieden verhalten. Meist entstehen Netze von kompakten Zellschläuchen, die durch reichliches Bindegewebe getrennt sind. In letzterem treten frühzeitig reichliche Blutkapillaren auf, die mit dem Bindegewebe von außen eindrangen. In anderen Fällen tritt sehr bald eine Zerteilung der epithelialen Schläuche ein, so daß das Parenchym der Drüse aus Komplexen von Zellen besteht, die sehr verschiedene Form haben: schlauchförmige oder kugelige Zellengruppen. Die Kolloidbildung beginnt bei Säugetieren ziemlich spät, gegen Ende der Embryonalentwickelung, oft auch erst nach der Geburt. KAHN weist darauf hin, daß in den Seitenlappen der Schilddrüse stets ein kanalartiges Lumen beim Kaninchen erhalten bleibt (Centralkanal der Schilddrüse), mit verschiedenem, oft flimmerndem Epithel ausgekleidet. Aehnliches fand ich bei der Eidechse, es ist der Rest des Lumens des unpaaren primären Schilddrüsenbläschens.

Die als Nebenschilddrüsen bezeichneten Organe sind sehr verschiedener Herkunft. Es können sich kleine Gruppen von Schilddrüsenbläschen vom erstgebildeten Organ ablösen, das sind wahre Nebenschilddrüsen. Hierzu gehören auch die durch Bestehen oder teilweisen Schwund eines Processus pyramidalis zustande kommenden Drüschen aus Schilddrüsengewebe, die vom Foramen coecum der Zunge bis herunter zum Isthmus der Schilddrüse oft beschriebenen Gebilde. Sie bezeichnen in ihrer Lage den Weg, welchen die Schilddrüse in ihrer Ontogenese zurückgelegt hat. Nach ihrer Lage wurden diese Nebenschilddrüsen verschieden bezeichnet gemäß ihrer Anordnung zum Zungenbeinkörper (Gl. subhyoidea, suprahyoidea u. s. w.). In neuerer Zeit hat SCHMIDT Sprossenbildungen verschiedener Art am persistierenden Ductus thyreoglossus beschrieben: Schleimdrüsen mit sehr langen Ausführgängen, die mit Flimmerepithel ausgekleidet sind, ferner verästelte Schläuche (BOCHDALEK'sche Schläuche). Auch Schilddrüsengewebe bildet sich hier aus, wie es scheint aus Schleimdrüsen. Doch ist zu bedenken, daß im Ductus thyreoglossus ein oberer Abschnitt wohl von einem tieferen zu unterscheiden ist. Der obere nahe der Zunge wird Organe bilden, wie die Zungenschleimhaut, der tiefe, mehr zur Schilddrüse gehörig, wird Schilddrüsengewebe produzieren.

Andere Gebilde, welche als Nebenschilddrüsen bezeichnet wurden, haben mit der Schilddrüse genetisch nichts zu thun. Sie sind teils Epithelkörperchen, teils stammen sie vom postbranchialen Körper. Ihre Beziehung zur Schilddrüse ist eine rein topographische. Sie sind später zu betrachten (S. 142 u. 146).

β) Die Thymus.

Während die mediane Anlage der Schilddrüse in ihrer Phylogenese klar ist, finden wir für die Thymus keinen Anschluß an niederste Wirbeltiere, welcher ihre phylogenetische Ableitung erleuchtete.

Bei allen Wirbeltieren von Cyclostomen an treten Wucherungen am Epithel der Kiemenspalten auf, aus welchen sich Organe von lymphatischen Charakter entwickeln. Während die Zahl der Kiemenspalten, sowie der Teil der einzelnen Kiemenspalten, welcher Thymusgewebe ausbildet, Verschiedenheiten zeigt (s. Fig. 90, 91, 93, 95, 103,

u. 104), stimmen diese Organe doch bei allen Wirbeltieren darin überein, daß sie vergänglicher Natur sind. Sie bilden sich embryonal mehr oder weniger stark aus, um weiterhin eine Rückbildung in verschiedenem Grade zu erleiden. Hinsichtlich der histologischen Entwickelung bestehen verschiedene Ansichten. Während einerseits die wesentliche Grundlage des Thymusgewebes im Epithel der Kiemenspalten erblickt wird, soll nach anderer Ansicht das von außen her ins Epithel eindringende Bindegewebe Leukocyten den Weg ins Epithel bahnen, so daß die Epithelzellen nur eine passive Rolle beim Aufbau des Organs spielen sollen. Die meisten Angaben sprechen aber dafür, daß die Epithelzellen selbst, indem sie sich reichlich teilen und Rundzellencharakter annehmen, zu Thymuszellen werden. Dadurch nimmt die Thymus eine Sonderstellung gegenüber allen übrigen lymphatischen Organen ein.

Cyclostomen. Bei Petromyzonembryonen sind von SCHAFFER Thymusanlagen beschrieben worden in Form von epithelialen Wucherungen in Knospenform, die sowohl von der dorsalen, als der ventralen Kuppe sämtlicher 7 Kiemenspalten ausgehen (Fig. 90). Diese Knospen werden durch Epithelzellen gebildet, nicht durch eindringende mesodermale Elemente und sind nach SCHAFFER entodermaler Herkunft. Bis jetzt ist über diese Gebilde noch nicht mit Sicherheit ein Urteil zu fällen. Ob sie der Thymus höherer Wirbeltiere homolog sind, ob nur die dorsalen dafür anzusprechen sind, die ventralen aber als Epithelkörperchen zu deuten sind, ist nicht zu entscheiden: ja es ist möglich, daß sie nur den Cyclostomen zukommende Bildungen eigener Art darstellen, welche auf gnathostome Wirbeltiere nicht übergegangen sind.

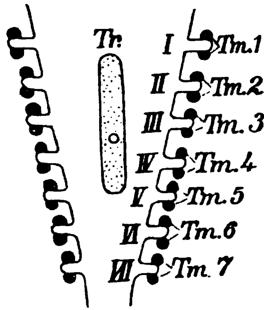


Fig. 90. Schema der Kiemenspaltenderivate bei Petromyzon. *I—VII* die Kiemenspalten. *Tr* Schilddrüse. *Tm 1—7* dorsale und ventrale Thymusknospen (aus VERDUN).

Selachier. Bei Selachiern entwickeln sich die Anlagen der Thymus nach DOHRN als epitheliale Knospen der dorsalen Kiementaschen. Von der ersten Kiemenspalte zwischen Kiefer- und Hyoidbogen wird keine Knospe gebildet. Dagegen von den dahinter gelegenen 7 Spalten bei Heptanchus bildet jede eine Thymusknospe, bei pentanchen Haien (Acanthias, Pristiurus, Scyllium, Mustelus) werden nur von den 2—5 Spalten, jederseits also 4 Thymusknospen gebildet. Nach BEARD treten bei Rochen (Raja) jederseits 5 Thymusknospen auf, von der 2.—6. Spalte gebildet. Stets sind es dorsale Knospen und ihr Gewebe entstammt dem Entoderm der Kiemenspalte (Fig. 91). DOHRN sieht in ihnen verkümmerte Reste dorsaler Kiemenstrahlen, die nicht zu voller Ausbildung kommen. Die Knospen nehmen von vorn nach hinten an Größe ab. Sie verschmelzen untereinander und lösen sich von ihrem Mutterboden ab. Das einheitliche lappige Organ liegt dann dem Stamme der Jugularvene an. Es erleidet später eine Rückbildung. Auch hier dringt Bindegewebe von außen her in das Organ ein und das genauere Verhalten der etwa von außen eingedrungenen Leukocyten und der Rundzellen epithelialer Herkunft ist noch nicht hinreichend erkannt.

Bei Selachiern wurden noch andere Organe epithelialer Herkunft an den Kiemenspalten geschildert, deren Bedeutung noch nicht aufgeklärt ist. Da, wo die Ganglien des Glossopharyngeus und Vagus

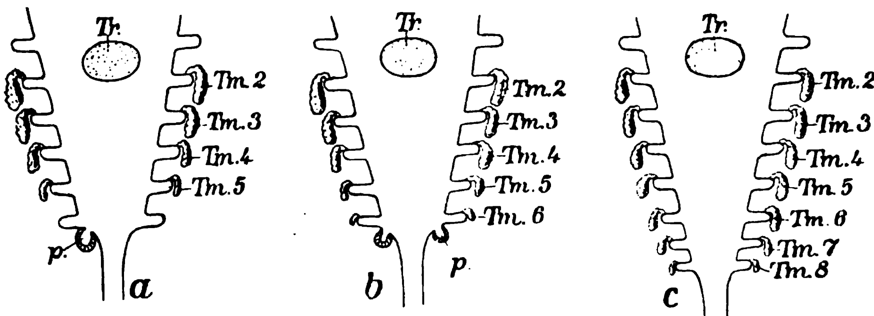


Fig. 91 a—c. Schema der Kiemenspaltenderivate von Selachiern. a Acanthias (DOHRN), b Raja (BEARD), c Heptanchus (DOHRN). *Tr.* Schilddrüse. $Tm._{2-8}$ dorsale Thymus. *p.* postbranchialer Körper (aus VERDUN).

dem Ektoderm sich verbinden, entstehen kleine epitheliale Knötchen, vom Ektoderm ableitbar (VAN WIJHE 1883, FRORIEP 1891), Kiemenspaltenorgane. Während sie von FRORIEP (1892) der Thymus für gleichwertig gehalten wurden, hat sie ANTIPA als besondere Bildungen angesprochen. Ihre Bedeutung ist rätselhaft, bei Epithelkörperchen bleibt auf sie zurückzukommen.

Teleostier. Bei Knochenfischen zeigt die Thymus dieselbe Entwickelung wie bei Selachiern, insofern sie bei der Forelle sich in Form kompakter, knospenartiger Zellenwucherungen aus den dorsalen Taschen der Kiemenspalten bildet und zwar der 2.—6. Spalte (Fig. 92 u. 93a). Es entstehen also jederseits 5 Knospen, von welchen aber die erste rasch schwindet. Bei der Forelle entsteht nach MAURER (L. 1. 1889) die Thymus viel später als die Schilddrüse, etwa am 50. Tage nach dem Streichen der Eier. Die hinterste Knospe entsteht zuletzt. Im Verlaufe von 10 Tagen vereinigen sich die Knospen jederseits zu einer einheitlichen Masse, die, im Gegensatz zu Selachiern, mit ihrem Mutterboden, dem Kiemenhöhlenepithel, in Verbindnng bleibt.

Im späteren Verhalten treten Verschiedenheiten auf, insofern bei der Forelle der Schwerpunkt des Wachstums nach hinten liegt. Dadurch gewinnt die Thymus hier eine hintere Lage, längs des oberen Teils des Schultergürtels an der hinteren Kiemenhöhle (STANNIUS). Bei Cyprinus und Rhodeus wuchert die Mitte des spindelförmigen Organs mächtiger, so daß hier die Thymus etwas weiter vorn, lateral vom Gehörlabyrinth, liegt. In gleicher Weise findet sie sich bei Esox. Sie behält stets ihre Lage dorsal von den Kiemenbogen.

Die histologische Entwickelung stellt sich so dar, daß die durch Teilung sich reichlich vermehrenden Epithelzellen, die den entodermalen Kiementaschen entstammen, ihren epithelialen Charakter verlieren und das Aussehen von indifferenten Rundzellen annehmen. Sehr frühzeitig dringt Bindegewebe mit Blutgefäßen aus der Umgebung ein. Es wurde mehrfach angegeben, daß damit auch die lymphatischen Zellen von außen her in die Thymus gelangten. Dem kann ich nicht beipflichten. Die epitheliale Anlage selbst liefert lymphatische Zellen.

Später allerdings fallen viele dieser Zellen wieder in ihren epithelialen Charakter zurück und liegen teils als einzelne große epithelioide Elemente mitten im Thymusgewebe, teils bilden sie zu Gruppen zusammengeballte konzentrische Körperchen.

Die Thymus besteht bei Knochenfischen lange Zeit. Bei der Forelle zeigt sie ihre stärkste relative Ausbildung bei halbwüchsigen Tieren von 12—15 cm Körperlänge. Dann bildet sie sich allmählich zurück.

Amphibien. Die Thymus der Amphibien schließt sich hinsichtlich ihrer ersten Anlage an die Verhältnisse bei Fischen an. Urodelen und Anuren zeigen im speciellen verschiedenes Verhalten.

Urodelen. Bei Tritonen und Siredon entsteht die Thymus in Form kompakter Zellknospen aus dem Epithel der dorsalen Kiementaschen, und zwar von der 1. bis 5. Spalte (Fig. 93b). Es entstehen jederseits 4 Knospen, von welchen die der 2. Spalte früh verkümmert. Die erste Anlage erscheint bei Siredon, wenn die Tierchen eben das Ei verlassen haben (7 cm Körperlänge). Die Kiemenspalten sind um diese Zeit noch nicht offen. Daraus ergiebt sich, daß die erste Anlage der Thymus entodermal ist, da sie von den Kiementaschen des Kopfdarms ausgeht. Alle Thymusknospen erstrecken sich bis dicht an die Ganglien des Facialis, Glossopharyngeus und Vagus, so daß es oft schwer fällt, die Grenze zu erkennen. Die Abschnürung der Thymusknospen erfolgt rasch, aber in unregelmäßiger Folge. So fand ich bei einem Axolotl von 9,5 mm Länge die 1. und 2. Thymus rechts, sowie die 5. links noch mit dem Epithel der Schlundspalten in Verbindung, alle übrigen waren bereits abgelöst. Bei einem Tier von 1 cm Länge sind sie alle abgelöst. Die 1. und 2. Thymusknospe schwinden sehr rasch, nur die 3., 4. und 5. gehen in die bleibende Thymus über, (Fig. 100 *I* u. *III*) die bei Salamandra häufig auch später noch in 3 gesonderte Knötchen trennbar ist. Der Schwerpunkt der Ausbildung des Organs liegt hinten, so daß man bei Salamanderlarven die Thymus hinter dem dorsalen Ende des 4. Kiemenbogens findet.

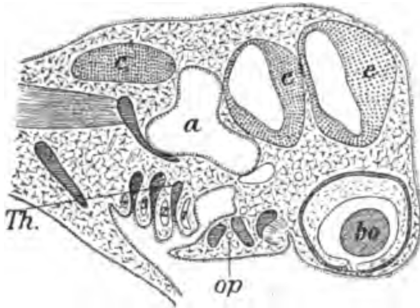


Fig. 92. Lateraler Sagittalschnitt des Kopfes einer ausgeschlüpften Forelle. 51 Tage nach dem Streichen des Eies. *Th* Thymusanlage. *1—4* die Kiemenbogen. *c* Gehirn. *a* Gehörbläschen. *bo* Bulbus oculi. *op* Operculum (nach Maurer).

Die Entwickelung der Anurenthymus stellt sich insofern anders dar, als das Organ hier ausschließlich aus der 2. Schlundspalte hervorgeht (Fig. 93c u. 100 *II* u. *IV*). Die erste Anlage erscheint als solide Epithelknospe an der dorsalen Schlundwand, entsprechend der 2. Schlundspalte zwischen Hyoid- und 1. Kiemenbogen. Sie findet sich bei Larven von Rana von 6 mm Länge, die seit 6 Tagen das Ei verlassen haben. Zugleich besteht auch an der 1. Spalte, zwischen Kiefer- und Zungenbeinbogen eine schwächer entwickelte Thymusknospe. Bei Kaulquappen von 12 mm Länge hat sich die 1. Knospe schon rückgebildet, die 2. ist von ihrem Mutterboden abgelöst. An den 3 hinteren

Kiemenspalten treten in dieser frühen Periode keine Thymusknospen auf, wohl aber bilden sich später, gegen Ende der Larvenperiode an der dorsalen Wand der äußeren Kiemenhöhle Epithelwucherungen, welche von lymphatischen Zellen durchsetzt sind. Dieselben bleiben auch nach der Metamorphose bestehen und lagern nach Obliteration der Kiemenhöhle selbständig unter der Haut des Halses (Fig. 101th).

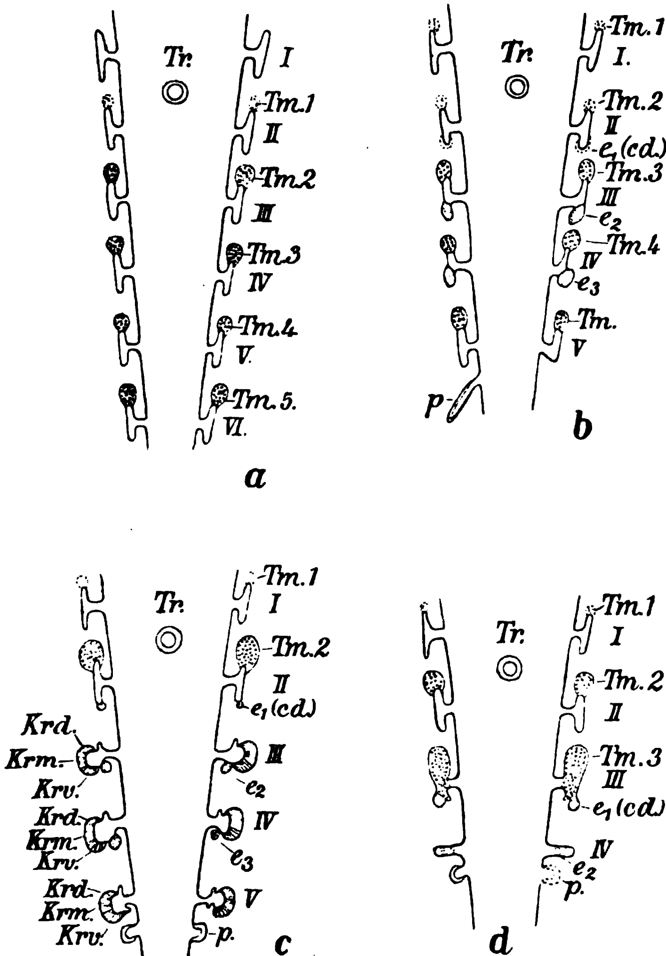


Fig. 93 a—d. Schema der Kiemenspaltenderivate von a Forelle, b Urodelen, c Anuren, d Lacerta (nach MAURER). *cd* Carotidendrüse. e_1—$_3$ Epithelkörperchen; *Krd* dorsale, *Krm* mittlere, *Krv* ventrale Kiemenreste. *I*—*V* Kiemenspalten. Sonstige Bezeichnungen s. Fig. 91.

Die der 2. Spalte entstammende Anlage der bleibenden Thymus liegt direkt vor dem Gehörbläschen. Dorsal von ihr liegt der Stamm der Vena jugularis, ventral von ihr verläuft die Vene des 1. Kiemenbogens medialwärts nach hinten. Die weitere Lageänderung beherrscht die Ausbildung des Gehörorgans. Die Volumsentfaltung des Labyrinths

drängt sie etwas ventral herab, und unter der Ausbildung der Paukenhöhle rückt sie weiter nach hinten.

Die histologische Differenzierung der Thymus beginnt sofort nach ihrer Abschnürung. Vorher besteht das Organ aus gleichartigen rundlichen Zellen. Schon wenige Tage nach der Abschnürung sind aus der Umgebung Bindegewebszellen zwischen die epithelogenen Thymuszellen eingedrungen. In der Folge wird eine Rinden- und Markschicht unterscheidbar: letztere zellenarm, aus blassen, meist epithelogenen Elementen bestehend, zwischen welchen verästelte Bindegewebszellen liegen, die Rindenschicht sehr zellenarm, aus Reticulum von Bindegewebszellen bestehend, mit zahlreichen lymphatischen Zellen, die in reichlicher Vermehrung begriffen sind. Von letzteren ist es zweifelhaft, ob sie ebenfalls von der epithelialen Thymusanlage stammen oder mit dem Bindegewebe eingedrungene mesodermale Elemente darstellen. Späterhin treten konzentrische Körperchen, aus verhornten Zellen bestehend, sowie Cysten in der Thymus auf, die mit Epithel ausgekleidet sind. Zahlreiche einzelne Zellen, die durch ihre Größe und starke Lichtbrechung ihres Zellkörpers sich auszeichnen, wurden von Affanassiew als veränderte rote Blutkörperchen gedeutet. Rückbildungserscheinungen des ganzen Organs treten beim Frosch erst sehr spät auf, bei Fröschen von 7—8 cm Länge.

Reptilien. Die Thymus der Reptilien wurde von de Meuron und Van Bemmelen untersucht, ich selbst beschrieb ihre Entwickelung bei der Eidechse (Fig. 93d u. 95a, b). Auch hier wird das Organ durch Epithelknospen dorsaler Kiementaschen gebildet, und zwar sind es nach Van Bemmelen sehr verschiedene Spalten, die die bleibende Thymus liefern. Bei Eidechsen wird die Thymus von der 2. und 3. Spalte gebildet (Fig. 102 Tm_2 u. Tm_3), bei Schlangen von der 4. und 5.

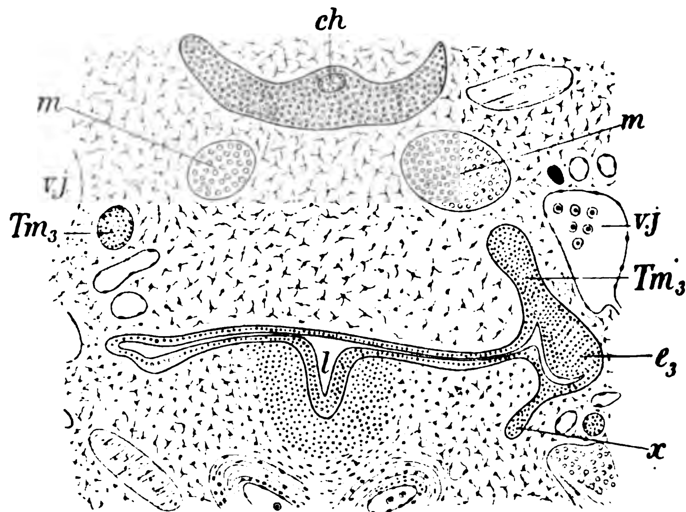


Fig. 94. Lacerta agilis, Embryo 8 Tage nach der Ablage dem Ei entnommen. Teil eines Kopfquerschnittes im Bereich der 3. Schlundspalte. Tm_3 Thymus der 3. Spalte. e_3 Epithelkörperchen, Carotidendrüse. *x* ventrales Rudiment der 3. Spalte, bei Säugetieren die Thymus bildend. *ch* Chorda. *m* Muskel. *vj* Vena jugularis *l* Aditus laryngis (nach Maurer).

Auch hier sind es dorsale Schlundspaltenteile, aus welchen die Thymusknospen hervorgehen. Die Entwickelung der Thymus vollzieht sich bei der Eidechse in den ersten beiden Wochen nach der Ablage des Eies, also am Embryo im Ei. Die 1. Spalte bildet nur vorübergehend eine dorsale Knospe, während an der 2. und 3. Spalte bleibende Knospen entstehen, welche, dorsalwärts gerichtet, mit ihrem Ende medialwärts gekrümmt sind (Fig. 94 Tm_3). Sie lagern dann zwischen Vena jugularis und Aortenwurzel: diese liegt ventral, jene dorsal von der Thymusknospe. Auch hier bestehen Beziehungen zum Ganglion glossopharyngei und vagi, welche lateral von der Thymusknospe liegen.

Die Knospe der 3. Spalte ist stärker als die der 2. Man kann sie zuerst nachweisen bei Embryonen, die 6 Tage nach der Ablage dem Ei entnommen sind. 10 Tage später haben sich sowohl die Thymus der 2. als auch die der 3. Schlundspalte ganz vom Schlundrohr abgelöst.

Als Rest der 2. Spalte bleibt nur das dorsale Thymusknötchen übrig. Von der 3. Spalte bleiben noch andere Reste: Die Thymus der 3. Spalte zeigt dorsoventral einen größeren Durchmesser als die der 2. Spalte. Das rührt daher, daß hier das Epithel dieser Spalte in größerer Ausdehnung zur Bildung von Thymusgewebe herangezogen wird. Dadurch sind hier gerade an der 3. Spalte Zustände vorbereitet, die, wie wir später sehen werden, bei Säugetieren eine Weiterbildung erfahren haben. In dem schlanken ventralen Fortsatz dieser Spalte erblicke ich das Homologon der Hauptbildungsstätte der Säugetierthymus. Der auf Fig. 94 mit e_3 bezeichnete Abschnitt der 3. Spalte ist die Anlage eines später zu betrachtenden Epithelkörperchens. Die sämtlichen Derivate der 3. Spalte lösen sich in Zusammenhang vom Schlundrohr ab. Das ist ein Punkt, auf den ich gerade im Hinblick auf die Verhältnisse bei Säugetieren großes Gewicht legen muß. Es macht dies die Bezeichungen vieler Autoren verständlich, die hier von Nebenthymus sprechen.

Die 4. Schlundspalte bildet bei der Eidechse nach übereinstimmenden Angaben DE MEURON's, VAN BEMMELEN's und nach meinen Beobachtungen keine Thymusknospe.

In der Folge rückt die Thymus etwas nach hinten, die beiden Lappen bleiben aber jederseits getrennt. Sie liegen ventral vom hintersten Teil der Gehörkapsel, medial von ihr liegt die Carotis, lateral Vagus und Vena jugularis. Stets besitzt der hintere Thymuslappen einen ventralen Abschnitt, der dem vorderen fehlt. Trotzdem liegt das Organ dorsal vom Schlundrohr. In der gleichen Anordnung bestehen die beiden Thymusläppchen bei der ausgewachsenen Eidechse.

Hinsichtlich der histologischen Entwickelung der Thymus ist es nach meinen Untersuchungen an der Eidechse nicht zweifelhaft, daß die epithelogenen Elemente das lymphatische Gewebe des Organes ausbilden, unter reichlicher Vermehrung der Zellen, die besonders in den oberflächlichen Schichten der abgelösten Thymuskörper stattfindet. Es ist dadurch eine sehr zellenreiche Rindenschicht von einer zellenärmeren Markschicht zu unterscheiden. Späterhin bilden sich zwar nicht konzentrische Körper, aber in großer Zahl einzelne sehr große Zellen mit stark lichtbrechendem Zellkörper aus, welche als verhornte Elemente aufzufassen sind, die wieder epithelioiden Charakter angenommen haben. Eine Rückbildung der Thymus findet hier

erst in höherem Alter statt. Im Gegensatz zur Eidechse zeigen die Schlangen an den vorderen Schlundspalten keine Thymusknospen. Hier bilden vielmehr die 2. und 3. Schlundspalte nur Epithelkörperchen aus. Dagegen treten an der 4. und 5. Schlundspalte dieser Formen dorsale Thymusknospen auf, die sich nach Van Bemmelen in Uebereinstimmung mit den Vorgängen an der 2. und 3. Schlund-

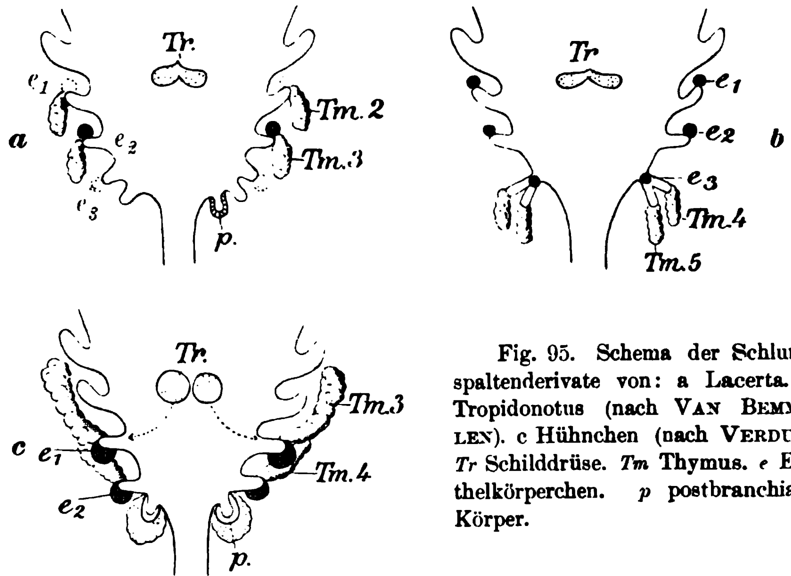


Fig. 95. Schema der Schlundspaltenderivate von: a Lacerta. b Tropidonotus (nach Van Bemmelen). c Hühnchen (nach Verdun). *Tr* Schilddrüse. *Tm* Thymus. *e* Epithelkörperchen. *p* postbranchialer Körper.

spalte der Eidechse vom Schlundrohr ablösen und stets als 2 getrennte Thymusläppchen in hinterer Lage, ihrer Entwickelung entsprechend, bestehen bleiben (Fig. 95b).

Vögel. Die Thymus der Vögel hat im Anschluß an die Angaben von de Meuron, Van Bemmelen und Mall in neuester Zeit eine eingehende Untersuchung erfahren durch Verdun. Nach de Meuron und Mall geht sie nur aus der 3. Kiemenspalte hervor, während Van Bemmelen und Verdun auch die 4., letzterer sogar auch zuweilen die 5. Spalte eine Thymusanlage entwickeln sah (Fig. 95c).

Am Ende des 7. Bebrütungstages fand Verdun eine dorsale Thymuswucherung an der 3. und eine ebensolche schwächere an der 4. Schlundspalte. Die 3. Spalte ist um diese Zeit schon wieder geschlossen, die 4. Spalte öffnet sich überhaupt niemals nach außen. Die Spalten lösen sich sowohl vom Ektoderm, als auch vom Schlundrohr ab, und die Derivate einer jeden stehen daher naturgemäß unter einander in Verbindung. Nur der dorsale Teil bildet Thymusgewebe, der ventrale Teil bildet an beiden Spalten ein Epithelkörperchen.

Die aus der 3. Spalte hervorgehende Thymus steht in ihrer weiteren Ausbildung in topographischer Beziehung zur Vena jugularis. Sie umwächst sie spiralig, indem sie von deren ventraler Fläche um die latrale Seite dorsalwärts sich ausdehnt. Dabei erreicht sie eine

beträchtliche Länge, so daß sie sich durch die ganze langgestreckte Halsregion ausdehnt (Fig. 96a und b). Sie nimmt einen traubigen Bau an, und ihr epithelogenes Gewebe erhält lymphoiden Charakter. Die Thymus der 4. Spalte dehnt sich längs der ventralen Fläche der Vena jugularis nach vorn hin aus und schließt sich an das hintere Ende der Thymus der 3. Spalte an. Beim erwachsenen Tier schwindet die Thymus, besonders die mächtige vordere Halsportion besteht nur noch als bindegewebiger Strang. In dem später zu betrachtenden

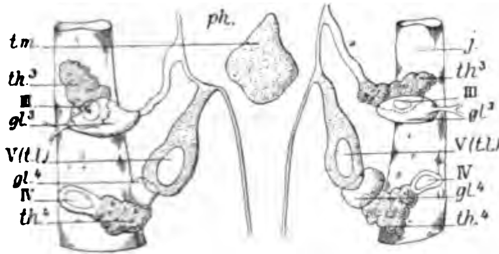


Fig. 96a.

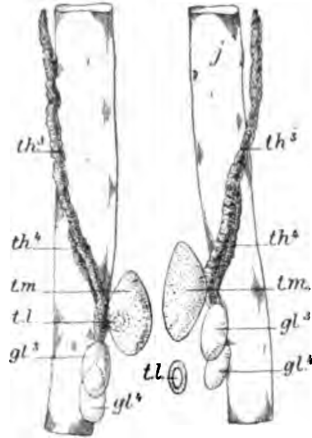


Fig. 96b.

Fig. 96a u. b. Hühnchenembryo: a vom 7., b vom 8. Tage. Derivate der Schlundspalten im Horizontalschnitt, kombiniert. *ph* Phanrynx. *j* Jugularvene. *tm* Schilddrüse. *III*, *IV*. Schlundspalten. *V*. (*tl*) postbranchialer Körper. th_{3-4} Thymus. gl_{3-4} Epithelkörperchen. (Nach Verdun.)

postbranchialen Körper besteht späterhin unter anderem auch thymusartiges Gewebe, was darauf hinweist, daß vielleicht eine hinter der 4. Kiemenspalte gelegene Schlundspalte früher eine Thymusknospe bildete, deren Rudiment hier zum Vorschein kommt. Bei Corvus corax erscheint dies stärker ausgebildet. Untersucht wurden: Hühnchen, Ente, Corvus corax, corone pica, Columba.

Säugetiere. Die Thymus der Säugetiere steht insofern in gewissem Gegensatz zur Thymus niederer Wirbeltiere, als nicht die dorsalen, sondern die ventralen Taschen der Schlundspalten in ihrer epithelialen Auskleidung ihr Bildungsmaterial liefern. Dabei bestehen wieder Unterschiede hinsichtlich der Zahl der thymusliefernden Spalten. Im allgemeinen ist die 3. Spalte für die Thymusbildung am wichtigsten, doch spielt nicht selten auch die 4., in einigen Fällen auch die 2. eine Rolle.

Es sind Vertreter sehr vieler Klassen auf die Entwickelung der Thymus untersucht worden: bei Echidna bildet sich die Thymus nur aus der 3. Spalte (Maurer) [Fig. 97 und 103], ebenso beim Schwein (Stieda, Fischelis), Maulwurf (Fig. 98a) und beim Menschen (Fig. 99) (Verdun). Beim Kaninchen (Fig. 98b) bildet außer der 3. auch die 2. Kiemenspalte eine Thymusanlage (Kölliker), die aber nach Verdun rasch wieder schwindet und nicht an der bleibenden Thymus teilnimmt. Bis jetzt ist bei keiner anderen Säugetierform eine Thymusbildung aus der 2. Spalte bekannt geworden, wohl aber hat man beim Schaf, der Katze, dem Dromedar neben der großen Thymus-

bildung der 3. Spalte auch eine solche aus der 4. Spalte hervorgehen sehen (s. auch Fig. 104).

Seitdem Kölliker zuerst nachgewiesen hat, daß die Thymus nicht aus mesodermaler, sondern epithelialer Grundlage hervorgeht, hat man bald das Entoderm der Schlundspalten, wie Kölliker selbst that, bald das Ektoderm der äußeren Kiemenfurchen als die Ursprungsstätte der Thymus angesehen. So hat His den Sinus praecervicalis dafür angesprochen. Die meisten neueren Autoren haben die entodermale Herkunft der Thymus festgestellt, und diese Auffassung gewann auch ich bei den Untersuchungen an Echidna. In neuester Zeit hat Roud die Entwickelung der Thymus bei der Ratte aus dem Ektoderm im Bereich des 4. Kiemenbogens geschildert. Da dieser aber auch die seitliche Schilddrüse, d. h. den postbranchialen Körper ebenso vom Ektoderm ableitet, so ist diese Auffassung Roud's mit Vorsicht aufzunehmen.

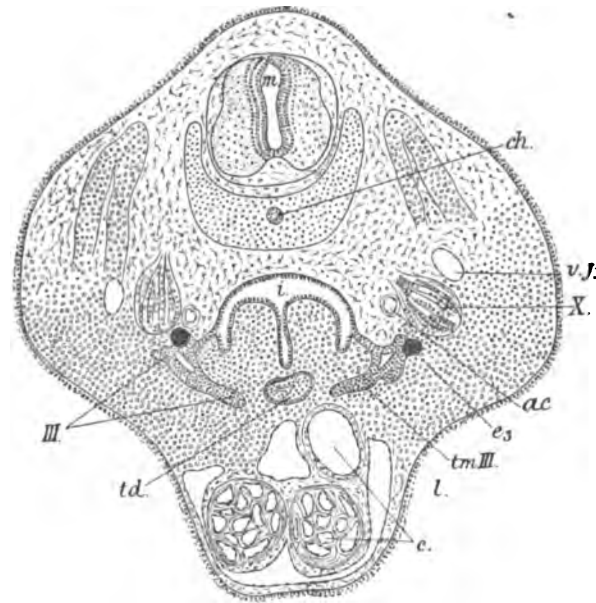


Fig. 97. Kopfquerschnitt eines Echidnaembryo durch die Gegend der 3. Schlundspalte. *m* Medulla. *ch* Chorda. *i* Schlundhöhle. *X* Vagus. *vj* Vena jugul. *ac* Carotis. *c* Herz. *III* 3. Schlundspalte. tm_3 Thymus. e_3 Epithelkörperchen. *td* Schilddrüse (nach Maurer).

Nach den neuen Angaben Verdun's ist die Thymus der Säugetiere entodermaler Herkunft. Nach ihm will ich die Stadien der Ausbildung kurz angeben:

Beim Schaf ist die Thymus der 3. Spalte angelegt bei einem Embryo von 10,5 mm Länge. (Thymuslänge 280 μ). Hier steht die Spalte mit dem Pharynx in offener Kommunikation, ebenso ist sie nach außen durchgebrochen. Bei Embryonen von 16 mm Länge sind die Derivate der 3. Spalte vom Pharynx abgelöst. Die ventrale Thymus folgt den primitiven Carotiden, die sie spiralig umschlingt. (Thymuslänge 670 μ). Bei einem Embryo von 35 mm Länge ist die Thymus so weit ausgewachsen, daß sie die von Prenant beschriebenen 3 Abschnitte unterscheiden läßt: Kopf-, Hals- und Brustteil, die durch 2 Zwischenstränge verbunden sind. Die Thymus der 4. Spalte tritt nach Verdun erst beim neugeborenen Lamm auf, in Anschluß an den im Zusammenhang mit dieser Spalte sich entwickelnden postbranchialen Körper.

Bei der Katze zeigt sich die erste Thymusanlage der 3. Kiemenspalte bei Embryonen von 12 mm Länge (Thymuslänge 140 μ). Die

Schlundspalte öffnet sich in den Pharynx. Bei Embryonen von 14 mm Länge steht die Thymus der 3. Spalte durch einen soliden Zellstrang noch mit dem Pharynx in Verbindung (Thymuslänge 210 μ).

Bei Embryonen von 16 mm Länge ist die Thymus der 3. Spalte vom Pharynx abgelöst und beginnt, den Carotiden entlang nach hinten zu rücken.

Die Derivate der 4. Schlundspalte bleiben nach der Ablösung am Schlund untereinander und mit der 3. Spalte in Verbindung. Dies ist schon bei Embryonen von 18 mm Länge erkennbar. Eine Thymusanlage der 4. Spalte tritt aber erst später auf, in Form einer Wucherung des Restes dieser Spalte bei Embryonen von 60 mm Länge. Sie steht durch einen epithelialen Stiel entweder direkt oder durch Vermittelung des Epithelkörperchens der 4. Spalte mit der Thymus der 3. Spalte in Verbindung. Dies zeigt sich auch bei der neugeborenen Katze. Sie entspricht dem inneren Thymuskörperchen, das KOHN schilderte. Bei der erwachsenen Katze schließt sie sich seitlich der Schilddrüse an.

Die Thymus des Maulwurfs ist nach genauen Angaben VERDUN's ebenfalls ein Derivat der 3. Schlundspalte, die bei Embryonen von 6 mm Länge nach außen geschlossen ist. Sie kommuniziert dann noch mit dem Pharynx, ist bei 9 mm langen Embryonen abgelöst vom Pharynx. Bei Embryonen von 13 mm Länge liegen die beiden Thymuslappen in der Brusthöhle zwischen den Venae anonymae und den großen Arterienstämmen (Fig. 98a).

Die Thymus des Menschen entwickelt sich aus der 3. Schlundspalte, und zwar besteht sie als ventrale Ausbuchtung bei Embryonen von 6 mm Länge (Thymuslänge 130 μ). Die 3. Spalte kommuniziert noch mit dem Pharynx. Bei einem Embryo von 14 mm Länge hat sie sich vom Pharynx ganz abgelöst (Thymuslänge 360 μ). Sie stellt dann ein kompaktes Gebilde dar, das bis in die Gegend der 4. Spalte herabreicht. Bei einem Embryo von 16 mm Länge ist die Thymus weiter herabgerückt, sie liegt vor den primitiven Carotiden und er-

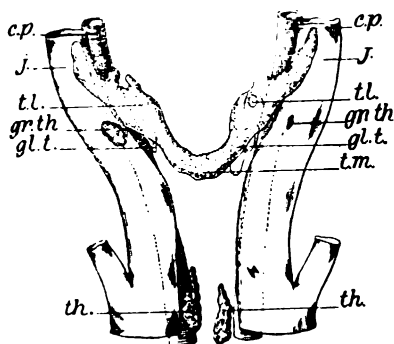


Fig. 98a.

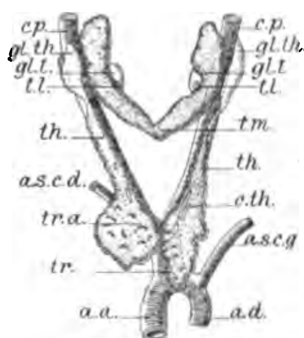


Fig. 98b.

Fig. 98. Schlundspaltenderivate eines a) Embryo von Talpa, 10 mm lang; b) Kaninchenembryo von 16 mm Länge nach VERDUN. *tm.* Schilddrüse. *th.* Thymus *c.th.* Lumina in der Thymus. *tl.* postbranchialer Körper. *gl.th.* Epithelkörperchen der 3., *gl.t.* dasselbe der 4. Spalte. *a.a.* Aorta ascendens. *a.d.* Aorta descendens. *tr* Truncus anonymus. *a.s.c.d.* Art. subclavia dextr. *a.s.c.g.* subclavia sinistr. *cp.* Carotis *gr.th.* Thymusläppchen. *j.* Vena jugularis.

streckt sich mit ihrem vorderen Ende bis zum Isthmus der Schilddrüse (Thymuslänge 500 μ). Beim Foetus von 29 mm Länge liegt die Thymus dem Pericard auf (Thymuslänge 2 mm). Von der Hauptmasse der Thymus können sich kleine Teile ablösen und bleiben als accessorische äußere Thymusläppchen nahe bei den Epithelkörperchen der 3. Spalte angeordnet.

Die histologische Ausbildung der Thymus bei Säugetieren stimmt mit derjenigen bei niederen Formen überein. Auch hier bildet sich adenoides Gewebe direkt aus der epithelialen Anlage aus. Das kompakte Organ treibt kleine rundliche Sprossen, welche den Bau von Lymphfollikeln zeigen und in ihrer oberflächlichen Anordnung eine Rindenschicht bilden. Hier findet die reichlichste Zellenvermehrung statt. Im Innern, in der Marksubstanz, die erst postembryonal von der Rinde durch ihr histologisches Verhalten verschieden wird, treten die ersten konzentrischen Körperchen der Thymus auf. Dieselben wurden verschieden beurteilt, teils als Reste der sich rückbildenden Blutgefäße, teils als Reste der epithelialen Anlage in dem Sinne, daß gewisse epithelogene Elemente wieder epithelioiden Charakter annehmen und in Cancroidkugel-ähnlicher Form angeordnet im Thymusgewebe auftreten.

γ) Der postbranchiale Körper.

Nur bei Heptanchus unter den Selachiern und bei den bis jetzt untersuchten Teleostiern wurde dies Gebilde vermißt (Fig. 91 und 93). Sonst besteht der postbranchiale Körper bei allen gnathostomen Wirbeltieren.

Er tritt bald in paariger Anordnung, bald nur einseitig (links) auf. van Bemmelen beobachtete dies Organ zuerst bei Selachiern

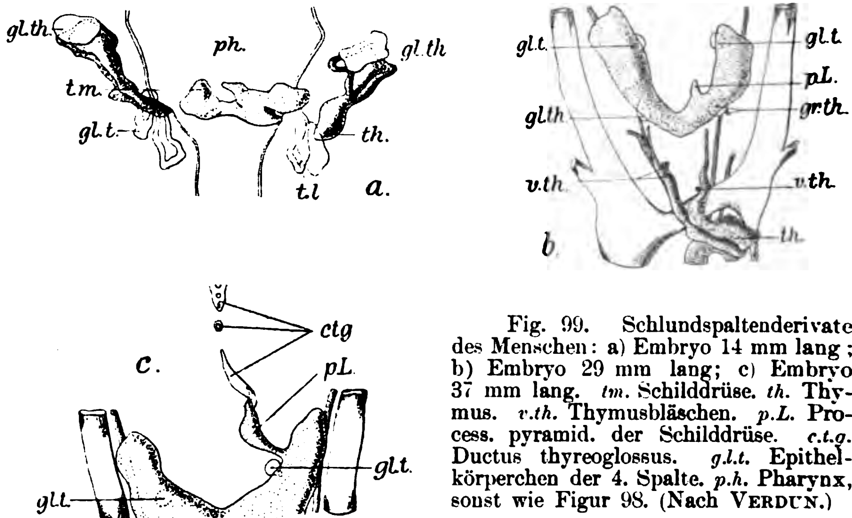


Fig. 99. Schlundspaltenderivate des Menschen: a) Embryo 14 mm lang; b) Embryo 29 mm lang; c) Embryo 37 mm lang. *tm.* Schilddrüse. *th.* Thymus. *v.th.* Thymusbläschen. *p.L.* Process. pyramid. der Schilddrüse. *c.t.g.* Ductus thyreoglossus. *g.l.t.* Epithelkörperchen der 4. Spalte. *p.h.* Pharynx, sonst wie Figur 98. (Nach Verdun.)

und bezeichnete es, da es dem Pericard aufgelagert ist, als Suprapericardialkörper. Bei einigen Haien (Acanthias, Dohrn) tritt es nur lingsseitig auf, bei Raja (Beard) paarig (Fig. 91a und b *p*). van

Bemmelen beschrieb es als paarige Ausstülpung der ventralen Schlundwand hinter der letzten Kiemenspalte und deutete es als rudimentäre Kiemenspalte. Durch die Thatsache, daß dies Organ bei Heptanchus hinter der letzten Kiemenspalte fehlt, erhält diese Deutung eine Stütze. Durch die bei vielen Formen nur einseitige Ausbildung und vor allem durch das Verhalten dieses Gebildes bei höheren Wirbeltieren erweist es sich dagegen als ein von den Kiemenspalten verschiedenes Organ. Die von van Bemmelen geschilderte Thatsache, daß bei Chimaera dies Gebilde sich hinter der 6. Kiemenspalte entwickelt und dauernd bestehen bleibt, während die 6. Spalte spurlos verschwindet, spricht gegen die Deutung einer rudimentären Kiemenspalte. Die phylogenetische Ableitung dieses Gebildes ist demnach noch unklar. Man hat auch den Ductus oesophago-cutaneus, wie er bei Bdellostoma besteht, als seine Grundlage angegeben, besonders mit Hinblick auf seine einseitige Ausbildung.

Nach der Ablösung dieses Gebildes von der Schlundwand stellt es ein kugeliges Bläschen mit epithelialer Wandung dar, hat einige Aehnlichkeit mit der ersten Anlage der vorderen medianen Schilddrüse. Auch in seiner Weiterbildung stimmt es insofern mit ihr überein, als es durch Sprossen eine reichliche Zahl geschlossener, ganz voneinander getrennter Bläschen bildet. Doch ist nicht bekannt, ob in ihrem Lumen bei Selachiern Colloid auftritt, wie in den Bläschen der vorderen Schilddrüse. Bei den höheren Wirbeltieren bis zu den Vögeln bildet das homologe Organ kein Colloid aus, giebt sich also auch seinem Bau nach als etwas von der Schilddrüse Verschiedenes zu erkennen. Bei Selachiern bleiben diese Bläschenkomplexe wie das Herz an dem Orte ihrer Entstehung liegen. Bei allen höheren Gruppen treten unter Umbildungen der Kiemenregion Verlagerungen ein.

Bei der Forelle, dem Hecht und Cyprinoiden fehlt der Suprapericardial- oder postbranchiale Körper (Fig. 93a).

Bei Amphibien ist er ausgebildet: bei Anuren doppelseitig, bei Urodelen meist nur linksseitig (Fig. 93b und c), bei Necturus doppelseitig. Da er hier hinter der letzten Kiemenspalte liegt, eine Beziehung zum Pericard nicht besteht habe ich das Organ als postbranchialen Körper bezeichnet. Er liegt stets hinter der letzten Kiemenspalte, mag diese nun die 4., 5. oder 6. sein. Daraus giebt sich das Organ als etwas von der Rückbildung der Kiemenspalten Unabhängiges und somit als etwas von diesen überhaupt Verschiedenes zu erkennen. In seiner ersten Anlage stellt er sich bei Anuren und Urodelen verschieden dar. Bei ersteren bildet er eine halbkugelförmige paarige Ausstülpung hinter der letzten Kiemenspalte, die sich rasch zu einem kugelförmigen Bläschen abschnürt. Bei Urodelen bildet er bei Triton einen nur links ausgebildeten langgestreckten Kanal von schrägem Verlauf, der sich ebenfalls bald vom Pharynx ablöst (Fig. 100 *I.* und *III*). Auf Grund dieses Verhaltens dachte ich daran, ob er nicht einen Rest des bei Bdellostoma bestehenden Ductus oesophago-cutaneus darstellen könnte. Bei Bufo tritt das Gebilde auf, nachdem die vordere mediane Schilddrüsenanlage schon von der Schlundhöhle abgeschnürt ist. Die 5. Kiemenspalte ist aber noch nicht durchgebrochen. Das Epithel, welches die halbkugelige Ausbuchtung, die zwischen der 5. Schlundtasche und dem Aditus laryngis liegt, auskleidet, ist sehr verschieden von dem Epithel der Schlundspalten, insofern es aus sehr

hohen cylindrischen Zellen besteht und sich scharf gegen das angrenzende Epithel absetzt. Bei Urodelen (Siredon und Triton) entsteht dies Gebilde links als ein solider Epithelzapfen, der erst lange nach seiner Ablösung vom Schlund ein Lumen erhält. Er bildet sich bei eben ausgeschlüpften Larven und löst sich nach 4 Tagen vom Schlund ab. Bei Triton erhält er erst nach der Metamorphose ein weites Lumen. Colloid bildet sich niemals darin aus. Er bildet sich auch hier auf der linken Seite vom Larynxeingang hinter der 5. Kiemenspalte, an der Stelle, wo man eine 6. Spalte erwarten würde, aber sein Epithel ist vom Schlund- und Kiemenspalten-Epithel verschieden. Bei Siredon bildet er sich bei 7 mm langen Larven, bei Larven von 10 mm Länge hat er sich vom Schlund abgelöst. Er bleibt stets links vom Aditus laryngis dicht unter der ventralen Schlundwand liegen, vereinigt sich nicht mit der Schilddrüse. Ebenso behält er in gleicher Lage seinen Platz bei Anuren bei, wo er später ein einziges größeres oder einen Komplex kleinerer, mit Cylinderepithel ausgekleideter Bläschen darstellt, die Flüssigkeit, aber niemals Colloid enthalten (Fig. 100 *IV* und 101 *p*).

Bei Reptilien ist der postbranchiale Körper bei Lacertiliern nachgewiesen worden (Van Bemmelen, de Meuron, Maurer), ferner bei Anguis (Prenant). Dagegen fehlt er nach Van Bemmelen den Schlangen (Fig. 95a u. b). Bei der Eidechse ist er bald nur linksseitig, bald paarig ausgebildet, nach Van Bemmelen hinter der 5., nach Maurer hinter der 4. Schlundspalte.

Ich zweifle ebensowenig an der Richtigkeit der Angaben Van Bemmelen's, als an meinen eigenen und vermute, daß der Unterschied durch individuelle ontogenetische Differenzen veranlaßt ist. Ich selbst untersuchte nur Embryonen eines einzigen Geleges, und bei diesen bestanden nur 4 Kiemenspalten. Da es sich hier nur um vorübergehende embryonale Bildungen handelt, ist es wahrscheinlich, daß die verschwindende 5. Kiemenspalte in manchen Fällen gar nicht mehr zur Anlage kommt. Eine neue Arbeit von Peter fügt dem seither Erkannten nichts hinzu. Peter findet wie Van Bemmelen 5 Kiemenspalten, deutet aber den postbranchialen Körper als 6. Schlundspalte. Dies ist insofern ein Rückschritt, als die Thatsachen der vergleichenden Entwickelungslehre, trotzdem sie angeführt werden, nicht berücksichtigt sind. Schon mehrfach wies ich darauf hin, daß der postbranchiale Körper bei allen Wirbeltieren eine gleiche Weiterbildung erfährt, einerlei ob vor ihm 6 (Selachier), 5 (Amphibien) oder 4 (Säugetiere) Schlundspalten liegen. Dadurch ergiebt sich, daß er eben etwas von Schlundspalten Verschiedenes ist.

Der postbranchiale Körper der Eidechse, den ich bei einem Embryo doppelseitig, sonst nur linksseitig, wie Van Bemmelen fand, entsteht als halbkugelförmige Ausstülpung der ventralen Schlundwand beim Embryo, der 5 Tage nach der Ablage dem Ei entnommen wurde. 3 Tage später hat er sich als kugeliges Bläschen vom Schlund abgelöst.

In dieser Form bleibt er lange bestehen, vergrößert sich nur beträchtlich (Fig. 102 *p*). Erst 4 Wochen nach seiner Bildung entstehen Knospen vom Mutterbläschen aus, die sich abschnüren. Bei den ausgeschlüpften Eidechsen ist das Mutterbläschen kollabiert und von zahlreichen kleinen Bläschen umgeben. Späterhin wird es zu einem kleinen, unansehnlichen Gebilde. Im Lumen der Bläschen findet sich zu keiner Zeit Colloid. Es behält stets seinen Platz seitlich vom Kehlkopfeingang bei und vereinigt sich niemals mit der Schilddrüse, von der es auch durch den Mangel an Colloidbildung wesentlich verschieden ist.

Bei Vögeln wurde der postbranchiale Körper schon von DE MEURON gefunden und mit dem Suprapericardialkörper VAN BEMMELEN's für homolog erklärt. Letzterer bezweifelte die Berechtigung dieser Vergleichung. In neuerer Zeit wurde der genannte Körper mehrfach nachgewiesen. Die neueste Schilderung von ihm giebt VERDUN, wonach er paarig hinter der 4. Schlundspalte auftritt, in Form eines halbkugelförmigen Divertikels, das mit der 4. Schlundspalte zusammenhängt (Fig. 85 c). Es löst sich vom Pharynx und dem Rest der 4. Spalte ab und bildet dann ein geschlossenes Bläschen, welches bald komplizierte Veränderungen durchmacht. Nach seiner Ablösung vom Pharynx liegt es links gerade hinter der Teilung der Arteria brachiocephalica, rechts über dem Aortenbogen. Am 10. Tage bildet es den postbranchialen Körper in charakteristischer Ausbildung, die es auch später behält. Es besteht aus 1) kompakten epithelialen Strängen und Läppchen, dazwischen 2) kugeligen Bläschen, von kubischem Epithel ausgekleidet, das zuweilen mit Flimmern versehen ist (Ente). Ferner sind 3) dem Gebilde Gewebspartieen angeschlossen, die den Bau von Epithelkörperchen und von Thymusläppchen zeigen.

Es kann sich dabei an andere Derivate vorderer Schlundspalten anlagern, z. B. der Carotidendrüse oder der Schilddrüse, ohne jedoch damit zu verschmelzen. Aus diesen Angaben VERDUN's ergiebt sich im Zusammenhang mit den Zweifeln VAN BEMMELEN's an der Uebereinstimmung mit den Suprapericardialkörpern, daß der postbranchiale Körper der Vögel nicht allein diesem Gebilde niederer Wirbeltiere homolog ist, sondern eine komplizierte Bedeutung hat (Fig. 96 *tl*). Weitere Untersuchungen haben zu entscheiden, ob dies Gebilde nicht etwa außer dem postbranchialen Körper noch Reste einer 5. Schlundspalte in Form eines Thymus- und Epithelkörperchen-Rudiments enthält, worauf sein Bau hinweist. Es würde dann der postbranchiale Körper thatsächlich der 5. Spalte angeschlossen sein und dauernd mit deren Resten in Verbindung bleiben.

Wichtig ist erstens, daß sein Gewebe kein Colloid bildet und daß es mit der aus der vorderen medianen Anlage hervorgehenden Schilddrüse nicht verschmilzt.

Bei Säugetieren ist der postbranchiale Körper in allen darauf untersuchten Formen nachgewiesen worden (Fig. 104 *p*). WÖLFLER und STIEDA sahen die paarigen Gebilde als Anlage der Schilddrüse an (Schwein, Schaf, Kalb und Kaninchen) und leugneten eine unpaare Anlage dieses Organs. BORN schilderte zuerst in richtiger Weise die Entstehung paariger Bläschen aus der Wandung der letzten Schlundspalte beim Schwein. Diese sollen sich mit der vorderen, unpaaren Anlage vereinigen, um die Schilddrüse der Säugetiere zu bilden, die mit der Schilddrüse niederer Wirbeltiere demnach nicht homolog wäre. Während von den meisten jüngeren Autoren diese Thatsache angenommen wurde, daß der postbranchiale Körper der Säugetiere histologisch sich zu Schilddrüsengewebe ausbilde, und unter Anschluß an die vordere mediane Anlage der Schilddrüse einen wesentlichen Anteil an der Bildung deren seitlicher Lappen nehme, hat neuerdings VERDUN betont, daß die Schilddrüse nur aus der vorderen Anlage hervorgehe, wie ich dies auch für niedere Wirbeltiere immer hervorhob, und daß der postbranchiale Körper, selbst wenn er sich an

die vordere Schilddrüse anlagert, doch einen von dem Schilddrüsenparenchym verschiedenen Bau zeige. VERDUN untersuchte: Schaf, Kalb, Katze, Kaninchen, Maulwurf, Mensch, sowie einen Embryo vom Dromedar (Fig. 98 u. 99 *tl*).

Daß die Verhältnisse des postbranchialen Körpers noch nicht ganz erkannt sind, zeigen meine Befunde bei Echidna (Fig. 103): hier bildet sich derselbe wie bei allen Säugetieren hinter der 4. Schlundspalte aus, und das Bläschen, welches er nach seiner Abschnürung darstellt, entwickelt sich jederseits zu einem kleinen Drüschen von Schilddrüsenbau: es besteht aus geschlossenen, mit Epithel ausgekleideten Bläschen, die mit Colloid gefüllt sind. Die Ausbildung von Colloid halte ich für das Wichtigste. Bei Echidna vereinigt sich dieses Gebilde aber niemals mit der vorderen medianen Schilddrüse, die vielmehr ein voluminöses, aus 2 median vereinigten Lappen bestehendes Organ darstellt. Während die Schilddrüse hier mit dem Herzen eine Verlagerung in den Thorax erfährt, bleibt der postbranchiale Körper weiter vorn, mehr der Stelle seiner Ausbildung an der Seite der Trachea liegen. So findet man ihn später vor der Schilddrüse, die ventral von ihm herabrückt. Die Abbildungen zeigen diese Aenderung in der Lagebeziehung des postbranchialen Körpers zur Schilddrüse.

Auch bei höheren Säugetieren wurde in den letzten Jahren die Ausbildung von colloidhaltigem Schilddrüsengewebe aus der paarigen Schilddrüsenanlage, d. h. dem postbranchialen Körper vielfach hervorgehoben. Während HIS die seitlichen Lappen der Schilddrüse aus dieser paarigen Anlage hervorgehen läßt, gab schon KASTSCHENKO an, daß beim Schwein diese hinteren Schilddrüsenanlagen nur kleine Gebilde gegenüber der medianen Anlage darstellen. Nach PRENANT dagegen bilden die geringen hinteren Anlagen der Schilddrüse einen ebenso starken Bestandteil des ganzen Organs, wie die unpaare vordere Anlage.

Nach unserem heutigen Wissen müssen wir sagen, daß der postbranchiale Körper bei allen niederen Wirbeltieren, mag er paarig oder nur einseitig ausgebildet sein, erstens niemals Kolloid ausbildet und zweitens sich niemals mit der vorderen Schilddrüsenanlage verbindet. Bei Säugetieren kann er kolloidhaltiges Schilddrüsengewebe ausbilden, eine Vereinigung mit der medianen Schilddrüsenanlage tritt bei Echidna nicht ein, wohl aber bei höheren Säugetieren und dem Menschen. Ob er eine reichliche Menge von Schilddrüsengewebe liefert oder eine geringe Rolle spielt, insofern er sich frühzeitig rückbildet, darüber gehen die Ansichten noch auseinander. Nach der neuesten Auffassung (VERDUN) wird die Schilddrüse bei Säugetieren und beim Menschen nur aus der medianen Anlage gebildet, und der postbranchiale Körper bildet sich zurück.

δ) Die Epithelkörperchen.

Sie sind Kiemenspaltenderivate, die bei Fischen bis jetzt nicht nachgewiesen wurden. Bei Amphibien treten sie zuerst auf, und zwar finden sie sich bei Anuren schon zur Larvenzeit, bei Urodelen erscheinen sie erst nach der Metamorphose, ihre Bildung setzt den Verschluß der Kiemenspalten voraus. Ihre Genese wurde zuerst von mir bei Amphibien klargestellt. Später wurden sie bei allen höheren

Wirbeltieren, ebenso beim Menschen nachgewiesen und unter verschiedenen Namen beschrieben.

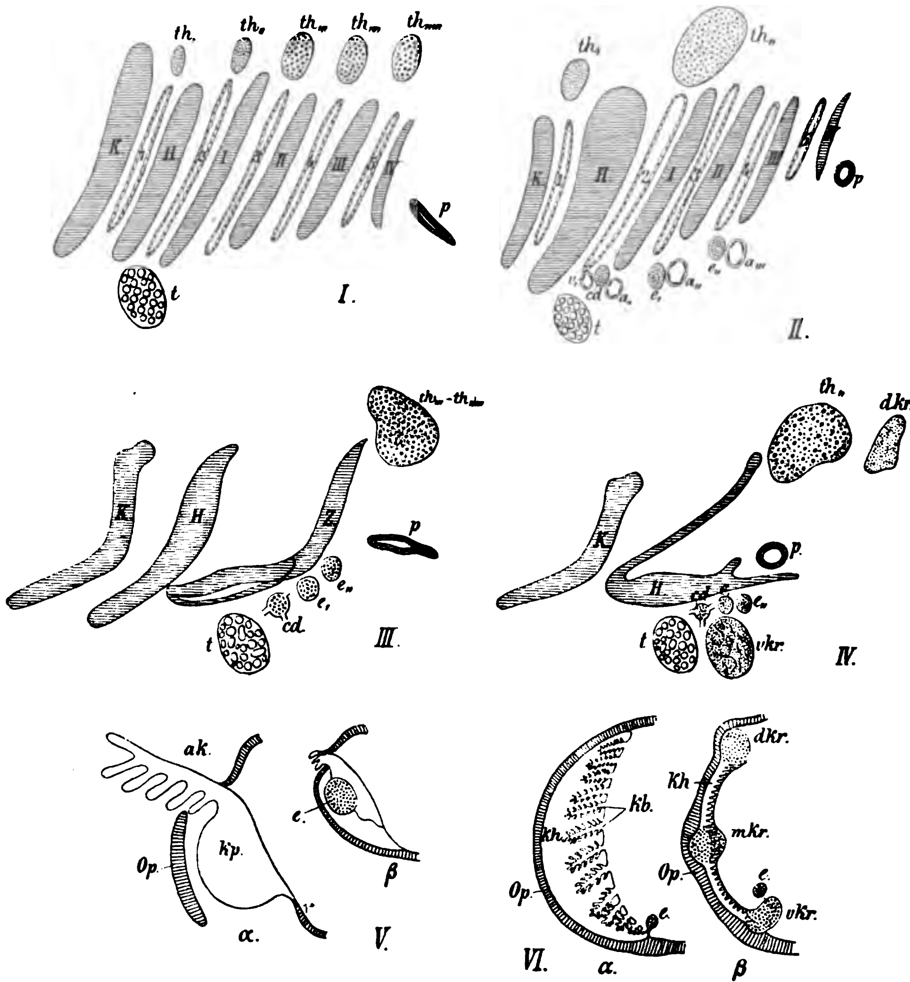


Fig. 100. Schemata der Schlundspalten und Kiemenderivate bei Amphibien. I. Siredon. II. Rana (Larve) III. Triton und IV. Rana nach der Metamorphose, V. Urodelenkieme, *α* vor, β nach der Metamorphose, VI. innere Anurenkieme, *α* vor, β während der Metamorphose.

K Kiefer-, *H* Hyoid-, *I—IV.* Kiemenbogen. *1—5* Kiemenspalten. *Z.* Zungenbein. *t* Schilddrüse. th_1—$_5$ Thymus. *p.* postbranchialer Körper. *e.* Epithelkörperchen. *cd.* Carotidendrüse. *a.* Kiemenarterien. *v.* Kiemenvenen. *dkr, mkr, vkr.* dorsale, mittlere und ventrale Kiemenreste. *ak.* äußere Kiemen. *Kp.* Kiemenplatte. *op.* Operculum. *Kh.* Kiemenhöhle. *Kb.* Kiemenbäumchen.

Anuren. Die Epithelkörperchen treten bei Kaulquappen von Rana zur Zeit auf, wo gerade die äußeren Kiemen, im Kiemensack eingeschlossen, schwinden und die inneren Kiemen sich ausbilden (Fig. 100 II und VI *e*, *cd.*). Sie entstehen als kompakte Epithelknospen am ventralen Ende der 3. und 4. Schlundspalte. Auch die 2. Schlundspalte

bildet eine solche Knospe, welche nach meinen Beobachtungen die Carotidendrüse ausbildet (Fig. 83 e_1—e_3 Fig. 100, II *cd*). Dies wurde von anderen Autoren bestritten (Zimmermann, Schaper) welche in der Carotidendrüse lediglich eine Wucherung der Gefäßwand erblicken, ohne Beteiligung des Epithels einer Kiemenspalte. Die letzte Kiemenspalte bildet kein Epithelkörperchen.

Die Bezeichnung „Epithelkörperchen" wählte ich mit Hinblick auf das histologische Verhalten der Gebilde. Sie stellen zunächst einfach zusammengeschlossene Epithelzellen dar, die durch einen epithelialen Stiel mit dem Epithel der Kiemenspalte in Verbindung stehen. Dieser Stiel schwindet, und das kleine Gebilde wächst unter Vermehrung seiner Zellen zu einem eiförmigen Körperchen heran, welches spiralig ineinander geschobene Zellenzüge erkennen läßt.

Das Gebilde ist äußerlich durch eine zarte bindegewebige Kapsel begrenzt, und es setzt sich auch von da aus Bindegewebe ins Innere zwischen die epithelogenen Zellzüge fort. Ein Lumen findet sich in diesen Organen niemals. Ihr Bau ist ein durchaus eigenartiger, weder mit dem der Thymus, noch der Schilddrüse oder des postbranchialen Körpers vergleichbar. Sie behalten auch zeitlebens ihren Platz und sind selbst bei ganz alten Tieren (Rana, Bufo, Hyla) nachweisbar.

Sie liegen ventral von den Arterien des 3. und 4. Kiemenbogens bei der Kaulquappe, und später liegen sie ventral von den Aortenbogen in unmittelbarer Nähe der hier sich bildenden ventralen Kiemenreste, die später noch zu behandeln sind (Fig. 101 *e*).

Bei Urodelen (Triton) bilden sich die Epithelkörperchen während der Metamorphose aus dem Epithel der sich schließenden 3. und 4. Schlundspalte, und zur selben Zeit entsteht im Bereich der 2. Spalte die Carotidendrüse (Fig. 100 III und V). Die Körperchen liegen hier an der lateralen Konvexität der Aortenbogen oder sind zwischen diesen eingelagert. Sie empfangen oft von 2 Aortenbogen je ein Aestchen. Zuweilen findet man zwischen 3. und 4. Arterienbogen 2 solche Körperchen, so daß 3 auf einer Seite bestehen. In anderen

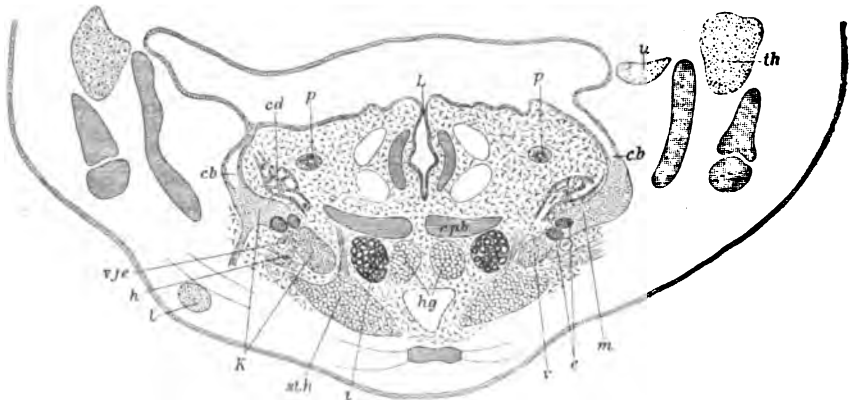


Fig. 101. Kombinierter Querschnitt des ventralen Kopfteils einer jungen Rana esculenta, im Bereich der obliterierten Kiemenhöhle *K*. Metamorphose gerade vollendet. *t*. Schilddrüse. *e*. Epithelkörperchen. *th*. Thymus. *cd*. Carotidendrüse. *p*. postbranchialer Körper. *cb*. Rest der Kiemenhöhle. *m*. mittlere, *v*. ventrale Kiemenreste. *L*. Aditus laryngis. *cpb*. Zungenbein. *sth*. Musc. sternohyoideus. *hg*. Musc. hyoglossus. *vje*. Vena jugul. ext. *l* lymphatisches Knötchen.

Fällen findet man nur ein solches Gebilde auf einer Seite, so daß ihre Bildung individuellen Schwankungen unterliegt.

Bei Reptilien wurden die Organe der Eidechse untersucht, wo sie ebenfalls aus der 3. und 4. Spalte entstehen (Van Bemmelen, Maurer). Bei Schlangen wurde ein solches außerdem auch an der 2. Spalte gefunden (Van Bemmelen). Sie entstehen gleichzeitig mit der Thymus während des Verschlusses der Schlundspalten. Bei der Eidechse entsteht das Körperchen der 3. Spalte am ventralen Ende der Thymus und steht mit dieser durch einen epithelialen Strang in Zusammenhang. Die ventrale Tasche dieser Spalte erleidet eine völlige Rückbildung. Das Epithelkörperchen geht also aus dem mittleren Teil dieser Spalte hervor. Am ventralen Ende der Thymus der 2. Spalte findet sich kein solches Gebilde. Das Epithelkörperchen der 4. Spalte bildet sich aus der Wandung dieser Spalte, die einen vom Schlund aus lateralwärts verlaufenden Schlauch darstellt. Indem sich die mittlere Portion dieses Schlauches verdickt, stellt sie die Anlage des Epithelkörperchens dar, das sich vom Schlundrohr ablöst und noch eine Zeit lang mit dem postbranchialen Körper verbunden ist.

Ueber die histologische Entwickelung dieser Organe ist zu berichten, daß sie zuerst aus gleichartigen Epithelzellen bestehen, die im Beginn der Bildung ein Lumen begrenzen, welches als Rest des Schlundspaltenlumens zu betrachten ist. Unter Vermehrung der Epithelzellen schwindet dies Lumen und indem gleichzeitig von außen her Bindegewebselemente eindringen, besteht das Körperchen aus Komplexen von epithelogenen Zellen, welche durch zartes interstitielles Bindegewebe voneinander getrennt sind. In diesem Zustande bleiben die Epithelkörperchen der Eidechse zeitlebens bestehen, sie bilden niemals ein Lumen aus, colloide Substanz wird nicht secerniert, so daß ihr Bau nicht mit dem der Schilddrüse verglichen werden darf.

Wenn eine 5. Schlundspalte bei der Eidechse vorübergehend zur Anlage kommt (Van Bemmelen), so bildet sie jedenfalls kein Epithelkörperchen, hinterläßt überhaupt keine epithelogenen Reste.

Bei den Vögeln sind die Epithelkörperchen in verschiedener Zahl nachgewiesen: Bei allen untersuchten Formen bilden die 3. und 4. Spalte ein solches, und auch hier liegt es ventral von der Thymusanlage der betreffenden Spalte (de Meuron, Van Bemmelen, Mall, Verdun) (Hühnchen, Ente). Verdun hat die genaueste Schilderung gegeben (Fig. 95c). Nach diesem bildet sich beim Hühnchen und der Ente auch im Anschluß an den postbranchialen Körper noch ein drittes solches Gebilde; vielleicht handelt es sich hier um ein solches Derivat der 5. Schlundspalte. Verdun hebt hervor, daß die beiden ersten sich oft der Schilddrüse anlagern; das Derivat der 4. Spalte soll häufig dem postbranchialen Körper angeschlossen sein (Fig. 96 gl_3 und $_4$). Während die Verbindung des Epithelkörperchens der 3. Spalte mit der Schilddrüse offenbar ein sekundärer Vorgang ist, kann das Derivat der 4. Spalte wohl primär in Verbindung mit dem postbranchialen Körper stehen, da sich die 4. und 5. Schlundspalte mit dem postbranchialen Körper gemeinsam vom Schlundrohr ablösen können und auch eine spätere Trennung unterbleiben kann.

Die histologische Entwickelung dieser Gebilde bei den Vögeln schildert Verdun so, daß sie von vornherein aus Epithelzellen der Schlundspalten bestehen, ihre Weiterausbildung oft sehr spät, fast bei

erwachsenen Tieren erfahren. Sie bestehen dann aus Epithelbläschen. Da keine Colloidsubstanz darin ausgebildet wird, sind sie von der Schilddrüse scharf unterschieden.

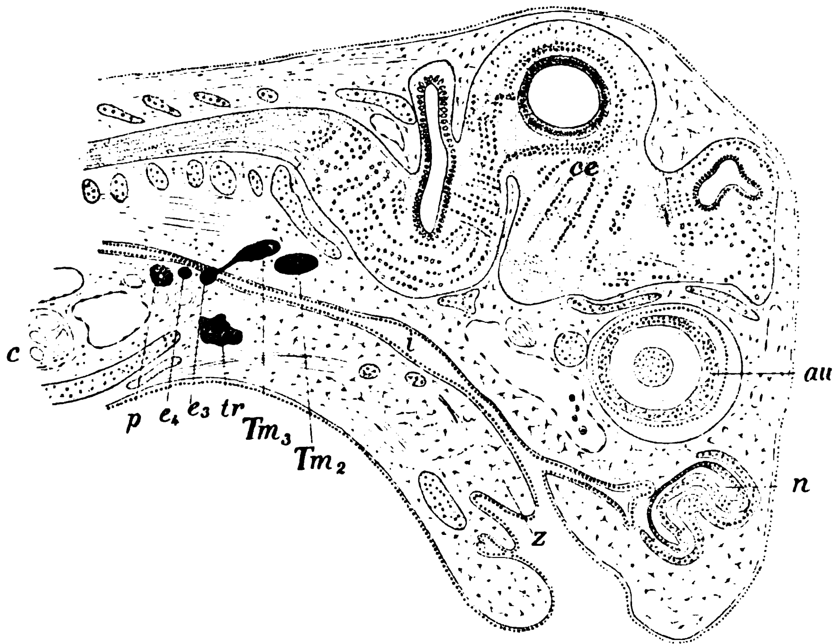


Fig. 102. Sagittalschnitt durch den Kopf eines Embryo von Lacerta agilis, 25 Tage nach der Ablage dem Ei entnommen. *ce.* Gehirn. *au.* Auge. *n.* Nasenhöhle. *c.* Herz. *z.* Zunge. *i.* Mundhöhle. *tr.* Schilddrüse. *tm.* Thymus. *e.* Epithelkörperchen. *p.* postbranchialer Körper.

Die Epithelkörperchen der Säugetiere haben eine sehr eingehende Bearbeitung von vielen Autoren erfahren und sind sehr verschieden bezeichnet worden: Sandström schilderte sie als Glandulae parathyreoideae, Gley als glandules thyroidiennes, Nicolas als glandules thyroides, Kohn und Schaper verglichen sie zuerst mit den Epithelkörperchen der Amphibien und bezeichneten sie demgemäß (Fig. 104e_1 u. $_2$).

Solche Gebilde werden von der 3. und 4. Schlundspalte gebildet und unterscheiden sich in ihrer Anordnung zur Thymus der Säugetiere wesentlich von den Epithelkörperchen aller niederen Wirbeltiere. Sie bilden sich dorsal von der Thymusanlage (Kölliker, Stieda, Born, Fischelis, de Meuron, Rabl, Kastschenko, Prenant, Simon, Groschuff, Verdun, Maurer). Nach Groschuff, dem sich Verdun anschließt, bildet die 3. und 4. Spalte ein solches Epithelkörperchen bei Kaninchen, Fledermaus, Hund, Katze, Pferd, Dromedar, Schaf, Rind, Ziege, Mensch, denen sich auch Echidna anschließt (Maurer; Fig. 97, 99 und 103). Nur die 3. Spalte bildet ein solches Körperchen beim Schwein, Igel, Maulwurf, Spitzmaus, Meerschweinchen, Ratte, Feldmaus, Seehund (Fig. 98 *glt*). Beim Maulwurf schwindet auch das

einzige Epithelkörperchen zuweilen frühzeitig. Die Thatsache, daß diese Gebilde hier dorsal von der Thymus liegen, findet ihre Erklärung darin, daß die Thymus nicht vom Epithel der dorsalen Kiementaschen, wie bei allen niederen Wirbeltieren, gebildet wird, sondern aus ventralen Teilen. Die Epithelkörperchen nehmen, wie bei der Eidechse, eine mittlere Lage ein.

Histologisch bilden sie auch hier zuerst ausschließlich aus compakte Epithelzellen gebildete Körperchen. Nachdem frühzeitig Bindegewebe von außen zwischen die epithelialen Elemente eingedrungen ist, formieren die Epithelzellen unter reichlicher Vermehrung kompakte Schläuche. Die Annahme, daß sie unter Ausbildung von Kolloid die Schilddrüse ersetzen können, ist nicht erwiesen, vielmehr ist bis jetzt die Auffassung berechtigt, daß man es mit verschwindenden Gebilden zu thun hat. Das wird mit Recht aus den Thatsachen geschlossen, daß bei Amphibien jederseits 2—3, bei Amnioten nur 2, bei vielen Säugetieren nur eines und schließlich sogar gar kein solches Gebilde mehr später nachweisbar ist, wie beim Maulwurf. Der Mensch steht hier nicht am Ende der Reihe, insofern bei ihm meist 2 solcher Körperchen zur Entwickelung kommen.

Hinsichtlich der weiteren Entwickelung dieser Gebilde ist noch speciell ihrer Anordnung zu gedenken, die zugleich Schilddrüse und Thymus beeinflußt. Die 3. Schlundtasche schnürt sich in toto vom

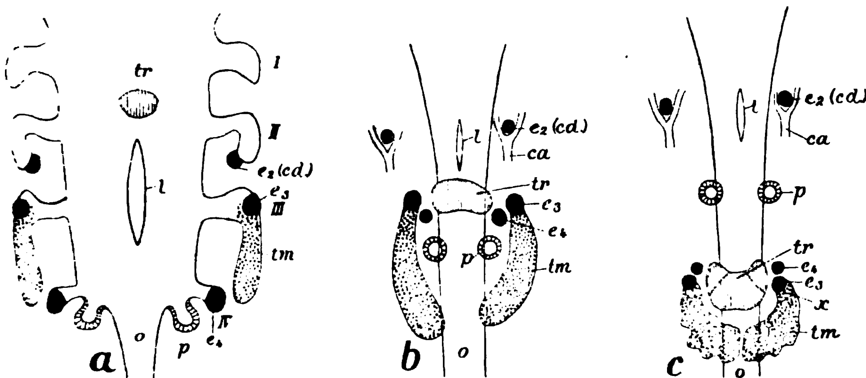


Fig. 103. Schema der Schlundspaltenderivate von Echidna. *I—IV* Schlundspalten. *tr* Schilddrüse. *tm* Thymus. e_2—e_4 Epithelkörperchen. *p* postbranchialer Körper. *l* Aditus laryngis. *o* Oesophagus.

a Embryo, dessen Spalten noch mit dem Schlund kommunizieren. b älterer Embryo, Schilddrüse und Thymus nach hinten gerückt. c halbwüchsiges Tier: Schilddrüse, Thymus und Epithelkörperchen in die Brusthöhle gerückt, postbranchialer Körper behält eine vordere Lage am Hals bei.

Schlundrohr ab, so daß ihre Derivate: Thymus und Epithelkörperchen in primärem Zusammenhang sind. Ein solcher kann bestehen bleiben, oder das Epithelkörperchen löst sich von der Thymus ab. Dabei kann aber ein Läppchen der Thymus mit dem Epithelkörperchen in Zusammenhang bleiben, indem die Loslösung nicht an der Grenze, sondern im Thymusgewebe erfolgte. Die Beziehung dieses Körperchens zur Schilddrüse ist eine rein topographische. Durch die Rückwärtsverlagerung der Schilddrüse kommt das Epithelkörperchen der

3. Spalte lateral von der Schilddrüse zu liegen und bildet so das äußere Epithelkörperchen KOHN's.

Komplizierter stellen sich die Beziehungen des Epithelkörperchens der 4. Spalte dar, besonders dann, wenn die 4. Spalte auch einen Thymuslappen ausbildet. Wenn sich diese Tasche vom Schlundrohr löst, so bleiben nicht nur ihre beiden Derivate: Epithelkörperchen und Thymus, in Verbindung, sondern mit diesen Teilen bleibt auch der postbranchiale Körper in Zusammenhang, und demnach sind diese Verbindungen primäre. Der postbranchiale Körper erwirbt nun sekundär Anschluß an die Schilddrüse, und dadurch gelangt auch das Epithelkörperchen und die Thymus der 4. Spalte in Beziehung zur Schilddrüse (Fig. 98 und 99). Jenes ist das innere Epithelkörperchen, das KOHN schilderte. Im Anschluß an meine Befunde bei Lacerta und Echidna und unter Berücksichtigung der Angaben VERDUN's (Katze) habe ich schon früher darauf hingewiesen. Es klären diese Ueberlegungen die verschiedenen Kombinationen im Zusammenhang so ungleichwertiger Teile auf.

Die Carotidendrüse.

Dies Organ ist hier anzuschließen. Die Drüse fehlt den Fischen, besteht von Amphibien an bei allen höheren Wirbeltieren und liegt stets an der Teilungsstelle der Carotis communis in Carotis externa und interna. Nach der Auffassung vieler Autoren ist sie eine blosse Gefäßbildung, durch Wucherung der Gefäßwandung entstanden. Da Andere aber eine Beteiligung von Schlundspaltenepithel angaben, so ist sie hier zu erwähnen.

Bei Anuren fand ich im Bereich der 2. Schlundspalte eine epitheliale Knospe, die sich genau so verhält wie die Epithelkörperchen der 3. und 4. Spalte, aber eben durch ihre sehr bald erkennbare Beziehung zur Kiemenarterie sich eigenartig erweist. Nach ZIMMERMANN ist eine Epithelknospe nicht vorhanden, und nur eine Wucherung der Gefäßwand bildet die Drüse. Bei Anuren tritt das Organ schon früh bei der Larve auf, während es bei Urodelen erst zur Zeit der Metamorphose sich entwickelt (Fig. 100 II, III und IV). Hierin stimmt sie mit der Entwickelung der Epithelkörperchen überein. Bei Reptilien (Lacerta) fehlt eine die Gefäßwandung der Carotis an deren Teilungsstelle komplizierende Drüse und es liegt dem Carotidenstamme lateral angeschlossen das Epithelkörperchen der 3. Spalte (Fig. 102 e_3). Wenn man dies als Carotidendrüse anspricht, so stimmt dieselbe mit dem gleichgenannten Organ der Amphibien nicht überein.

Das Organ, welches VERDUN als Carotidendrüse beim Hühnchen abbildet und beschreibt, macht den Eindruck eines Epithelkörperchens, doch betrachtet es VERDUN als ein Produkt der gewucherten bindegewebigen Adventitia des Carotidenstammes. Sie tritt zuerst bei einem Hühnchen am 9. Bebrütungstage auf. Der gleichen Ansicht ist SCHAPER, der das Organ auch bei Säugetieren als Bildung des Carotidenstammes ansieht. Bei diesen besteht sicherlich außer den Epithelkörperchen eine Carotidendrüse, wenn auch vielfach eines von jenen als solche angesprochen wurde. SCHAPER giebt dies an. Bei Echidna konnte ich eine Anlage nachweisen, die wie das gleiche Organ bei Anuren aus dem Epithel der 2. Schlundspalte stammt (Fig. 103 e_2 *cd*). Die 2. Schlundspalte tritt mit ihrem ventralen Ende in

nahen Kontakt mit der Wandung des 3. Arterienbogens, und hier löst sich ein kleiner epithelialer Zellenkomplex ab, in welchem ich die Anlage der Carotidendrüse erblicken muß. Sie liegt später genau in der Teilungsgabel des Carotisstammes, und zwar ist sie hier der Carotis interna inniger angeschlossen. Es handelt sich demnach hier

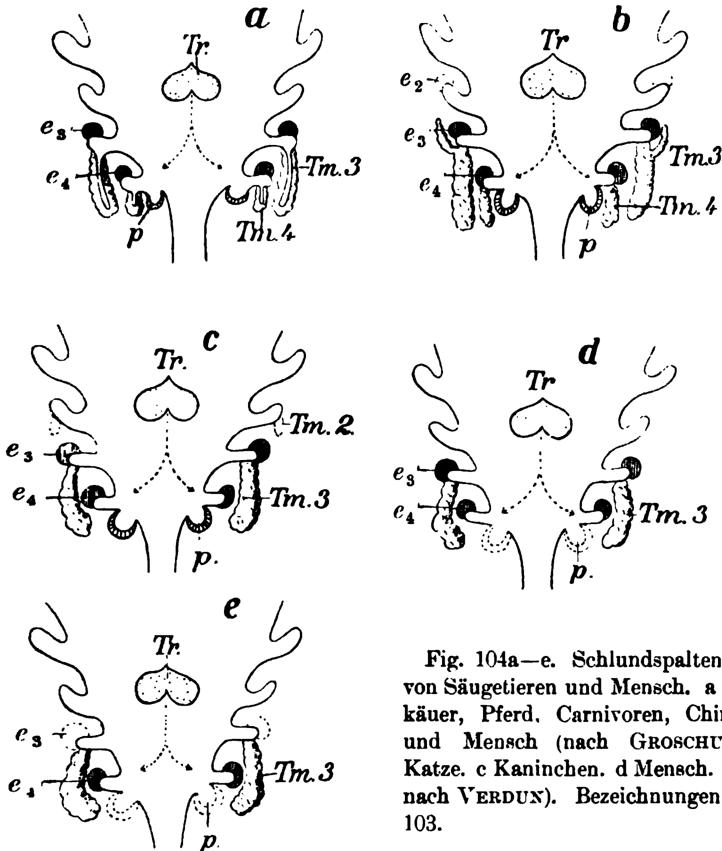


Fig. 104a—e. Schlundspaltenderivate von Säugetieren und Mensch. a Wiederkäuer, Pferd, Carnivoren, Chiropteren und Mensch (nach GROSCHUFF). b Katze. c Kaninchen. d Mensch. e Talpa nach VERDUN). Bezeichnungen s. Fig. 103.

nicht um eine bloße Wucherung der Gefäßwandung. Indessen ist die Entwickelung der Carotidendrüse noch nicht hinreichend aufgeklärt, besonders mit Hinblick darauf, daß unter diesem Namen verschiedene Autoren ungleiche Bildungen beschrieben haben.

ε) Die Reste der inneren Kiemen bei Anuren.

Bei Anuren entwickeln sich während der Metamorphose bei der Reduktion des inneren Kiemenapparates Gebilde, die hier anzuführen sind (Fig. 100 V und VI). Sie kommen ausschließlich den Anuren zu (Fig. 100 VI). Von Bedeutung sind sie, weil man sie lange, besonders ihre ventralen Teile bei Rana für die Schilddrüse gehalten hat (ECKER, WIEDERSHEIM). Ich habe genau geschildert, wie die Reduktion der inneren Kiemen mit ihrer Kiemenhöhle sich abspielt. Zuerst treten am ventralen Ende dieser Höhle Wucherungen der

auskleidenden Schleimhaut auf. Die Kiemenbüschel werden kurz und dick, das überziehende Epithel wird mehrschichtig. Unter weiterer Schrumpfung der Büschel und Obliteration der Kiemenhöhle entsteht eine aus epithelialen und bindegewebigen Elementen bestehender, dorsoventral verlaufender Körper, von welchem in verschiedener Anordnung Reste erhalten bleiben. Bei Rana bleibt das ventrale Ende erhalten (vergl. Fig. 100 VI *vkr* u. 101 *v*) und findet sich medial und ventral von den Epithelkörperchen, gerade bedeckt vom lateralen Rande des Musc. sterno-hyoideus. Bei Bufo, Hyla und Bombinator bleiben solche Reste als ein eiförmiges Körperchen jederseits weiter dorsal- und lateralwärts erhalten. Sie gehen aus mittleren Teilen der Kiemenhöhle hervor. Auf Fig. 100 VI sind sie mit *mkr* bezeichnet, ich nannte sie mittlere Kiemenreste. Auch dorsale Kiemenreste erhalten sich bei Rana öfter in der Nähe der Thymus I (*dkr*). Sie unterscheiden sich histologisch von der Thymus durch das Fehlen der großen epithelioiden Zellen, bestehen aus irregulärem Gewebe, in welchem lymphatische Rundzellen vorherrschen. Cysten treten nicht darin auf. Diese Gebilde bleiben nicht wie die mittleren und ventralen Kiemenreste bei den oben genannten Anurenformen dauernd erhalten, sondern erfahren im Laufe eines Jahres eine Reduktion, so daß sie schon bei 4—5 cm langen Tieren nicht mehr nachweisbar sind. Sie verhalten sich dabei wie eine zellige Infiltration, die durch Verteilung ihrer Elemente schwindet.

2. Allgemeine Entwickelung des Darmrohrs und seine Sonderung in verschiedene Abschnitte.

Die Ausbildung des Darmrohrs ist durch den Dotter beeinflußt und demnach bei den verschiedenen Wirbeltiergruppen nicht gleich. Die Anlage bei holoblastischen Eiern zeigt Fig. 134 von Petromyzon und Fig. 135 von Rana. Bei meroblastischen Eiern stellt sie sich im allgemeinen dar, wie es auf Fig. 112 vom Menschen abgebildet ist. Die Beziehung zwischen dem entodermalen und mesodermalen Bestandteil der Wandung zeigt Fig. 105 im Querschnitt.

Wir können auf Fig. 112 schon 3 Abschnitte der Darmanlage unterscheiden: den Kopfdarm (*k*), die Darmrinne (*m*) und den Enddarm. Diese entsprechen nicht den späteren Abschnitten, die wir als Vorder-, Mittel- und Enddarm bezeichnen. Der Kopfdarm stellt im allgemeinen die Anlage des Vorderdarms vor, da unmittelbar hinter der vorderen Darmpforte die Anlage der Leber und des Pankreas auftritt, welche die Grenze zwischen Vorder- und Mitteldarm charakterisiert. In der Darmrinne ist aber die Anlage des Mittel- und eines Teiles des Enddarms in sehr verschiedener Weise bei Fischen und Amnioten enthalten.

Amphioxus. Bei Amphioxus ist das Entodermrohr nach Ablösung der Cölomdivertikel als Anlage des Darmrohrs zu betrachten. An diesem ist nach Durchbruch der Mundöffnung und des Afters der Kiemendarm und der verdauende Darm zu unterscheiden. Bei Larven von 3,5 cm Länge zeigt sich eine kurze Strecke hinter jenem die Leberanlage, wodurch das Ende des Vorderdarms abgegrenzt wird. Unter rückwärts fortschreitender Ablösung des Leberblindsackes erfährt der hinter dem Kiemendarm gelegene Abschnitt des Vorderdarms eine

Verlängerung, ohne indessen sein Volumen zu ändern oder seinen geradlinigen Verlauf aufzugeben. Das Dottermaterial in den Entodermzellen der ventralen Hälfte des hinter der Lebermündung gelegenen Mitteldarms ist bei Embryonen von 4 cm schon aufgezehrt. Die epitheliale Auskleidung bleibt im ganzen Darmrohr einfaches Cylinderepithel. Drüsen kommen nicht zur Ausbildung. Etwa in der Mitte zwischen dem caudalen Ende des Kiemendarms und dem After tritt bereits bei 3,5 cm langen Larven ein durch Karmin sich dunkler färbender Bezirk des Darmrohrs auf. Er wurde von LANKESTER und WILLEY schon als Darmbezirk mit verdicktem Epithel bezeichnet (Fig. 124). Seine Bedeutung ist noch nicht bekannt. Amphioxus besitzt einen längere Zeit bestehenden postanalen Darm, ebenso wie einen Canalis neurentericus, der aber häufig kein Lumen besitzt. Unmittelbar hinter dem Leberblindsack befindet sich ein erweiterter Abschnitt des Darmrohrs, der aber in Folge seiner Lage nicht als Magen bezeichnet werden darf. Die Muskelwand des Darmrohrs, sowie der Serosaüberzug werden als direkte Abkömmlinge der Splanchnopleura aufgefaßt, die auch dem Bindegewebe der Darmwand seine Entstehung giebt.

Cyclostomen. Das Lumen des Urdarms geht nicht in das spätere Darmlumen über, sondern jenes schwindet, und die Anlage des bleibenden Darmlumens ist eine sekundäre Bildung. Dies soll nicht durch Auflösung, sondern nur durch Umordnung der sich reichlich durch Teilung vermehrenden Entodermzellen erfolgen (GÖTTE). Nach den Untersuchungen von KUPFFER und GÖTTE läßt ferner der Darm bei Petromyzonten sehr frühzeitig zwei Abschnitte unterscheiden, die man als Vorderdarm und Mittel- mit Enddarm bezeichnen kann. An der Grenze liegt die Leberanlage (Fig. 134) Eine scharfe Grenze zwischen Mittel- und Enddarm kommt nicht zur Ausbildung. Die epitheliale Auskleidung bildet stets ein einschichtiges Cylinderepithel. Drüsen fehlen. Dagegen bildet sich frühzeitig eine komplizierte lymphatische Scheide in der bindegewebigen Darmwand aus. In dieselbe verlaufen Arterien, welche in direkte Beziehung zu den lymphatischen Zellen treten, so daß man das ganze Gebilde auch als diffuse Milz der Cyclostomen gedeutet hat.

Der Darmkanal der Myxinoiden entwickelt sich zu einem voluminöseren Schlauch als bei Petromyzonten. Auch ist bei jenen ein Magenabschnitt unterscheidbar.

Bei Bdellostoma bildet sich entsprechend dem Dotterreichtum des Eies der Darmkanal anders aus als bei Petromyzonten. Er zeigt nach DEAN hinsichtlich der ersten Vorgänge viel Aehnlichkeit mit der Bildung des Selachierdarms. Auch hier hebt sich der Kopfteil des Embryo früher vom Dotter ab als der Schwanzteil, der erst bei Embryonen mit 57 Urwirbelpaaren erscheint. Es besteht somit auch hier zuerst eine vordere und hintere Darmpforte. Nach dem Ausschlüpfen wird der Dottersack in wenigen Tagen resorbiert.

Der Vorderdarm entwickelt sich bei Petromyzonten besonders als Kiemendarm, so daß Leber- und Pankreasanlage unmittelbar caudal vom letzten Kiemengang sich finden.

Selachier. Bei Selachiern treten wichtigere Komplikationen bei der Entwickelung des Darmrohrs auf. Durch die meroblastische Ontogenese besteht der Darm zuerst als Rinne, die sich mit der Abhebung des Embryo vom Dottersack zum Rohre abschließt. Unter

fortschreitender Abschnürung des Darmentoderms vom Dottersack bildet sich ein enger Dottergang. Es sind vordere und hintere Darmpforte nahe zusammengerückt (Fig. 127). Dabei erhalten ungleiche Wachstumsvorgänge einen wichtigen Einfluß. Wir sehen nämlich, daß die Mündung dieses Dotterganges, die zuerst, wie bei allen meroblastisch sich entwickelnden Wirbeltieren hinter der Anlage von Leber und Pankreas sich findet, cranialwärts von diesen nach vorn rückt. Mayr hat dies genau studiert und den Grund in ungleichem Wachstum der Darmwand erkannt. Letzteres ist ein Vorgang, welcher die Bildung der für Selachier charakteristischen, auch bei Ganoiden und Dipnoern noch erkennbaren Spiralfalte veranlaßt.

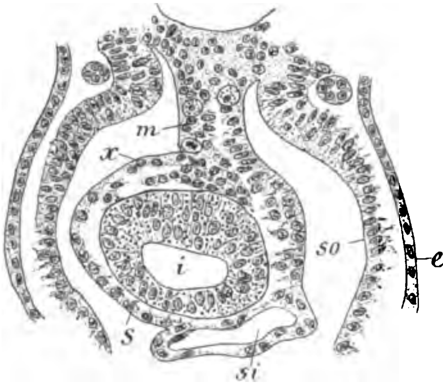


Fig. 105. Querschnitt der ventralen Rumpfhälfte vor der hinteren Darmpforte eines Embryo von Pristiurus melanostomus mit 63 Urwirbeln (nach Rabl). *i* Darmrohr (Entodorm). *m* Mesenterium dorsale. *s* Splanchnopleura. Bei *x* Bildung der Spiralfalte. *so* Somatopleura. *e* Ectoderm. *si* Subintestinalvene.

Die Spiralklappe kommt bei Selachiern in verschiedenen Formen vor. Bei Raja, Scyllium, Mustelus und Pristiurus haben alle einen gedrehten Spiraldarm. Dabei bildet die Falte in der Ruhe Kegel, deren Spitze cranialwärts gerichtet ist. Verschiedenheiten, die hierin bestehen, wurden von Parker und Rückert als individuelle Varianten beurteilt, P. Mayer erklärt sie für funktionelle Zustände, soweit nicht Artefakte vorliegen. Torpedo zeigt dagegen einfachere Verhältnisse. Hier bildet die Klappe nur quere Falten, ohne Ansatz zur Bildung von Kegeln.

Die Entwickelung des Darmrohrs mit der Spiralklappe bei Pristiurus hat zuerst Rabl genau studiert. Die Spiralklappe tritt bei Embryonen mit 52 Urwirbeln auf (Fig. 105 *x*). Bei solchen besteht noch eine weite Kommunikation zwischen Darm und Dottersack, die sich als Dotterstiel vom 5. bis zum 15. Rumpfsegment erstreckt. Die Spiralklappe beginnt hier sich zu bilden als eine Einfaltung und Zellwucherung der rechten Mesenteriallamelle, welche ihre Zellen dorsal vom Entodermrohr nach links hintreten läßt. Diese Bildung beginnt weit caudal hinter der Pankreasanlage.

Bei Embryonen mit 63 Urwirbeln ist an dieser Stelle der späteren Spiralfalte auch das Entoderm dicker, mehrschichtig, während es sonst einschichtig ist. Aus dem von der ersten Mesenteriallamelle gebildeten Zellstrang leitet Rabl das adenoide Gewebe der Spiralklappe ab und vergleicht diese Bildung mit der Längsfalte im Petromyzondarm. Hier erstreckt sich die Bildung von der rechten Seite des Darmes in der Gegend der Pankreasanlage beginnend, nach hinten bis zur Cloake, wobei sie von der rechten Seite des Darmes nach hinten allmählich auf dessen Dorsalfläche tritt. Bei Embryonen mit 68 Urwirbeln ist zum erstenmal das Entoderm durch die Wucherung des Mesoderms eingebuchtet und bildet einen längsverlaufenden, ins Darmlumen vor-

ragenden Wulst, der an der rechten Seite der Pankreasmündung beginnt und nach der Cloake zu auf die Dorsalseite des Darmes weiter verläuft. Dann beginnt (Embryonen mit 74 Urwirbeln) die weitere Ausbildung eines spiraligen Verlaufes des genannten Wulstes. Derselbe fängt rechts von der Pankreasmündung an, tritt dann dorsal, weiterhin an die linke Seite des hier noch offenen Darmes, bleibt noch eine Strecke weit hinter der hinteren Darmpforte auf der linken Seite des Darmes, tritt dann ventralwärts, um schließlich sich noch etwas nach rechts und dorsalwärts emporzuschieben. In diesem Stadium beschreibt also die Klappe eine ganze Spiraltour.

Wie rasch diese Bildung sich weiter entwickelt, ergiebt die Thatsache, daß bei Embryonen mit 83—87 Urwirbeln die Spiralfalte schon $2^1/_2$ Umgänge macht. Das Entodermrohr selbst wird dabei um seine Längsachse gedreht. Sowohl das der Falte zu Grunde liegende Bindegewebe als das dieselbe überziehende Epithel zeigt nach Rabl Besonderheiten: jenes zeigt ein derberes Verhalten als das sonst von der Splanchnopleura gebildete lockere Bindegewebe, und das Epithel ist im Bereich der Falte höher als anderwärts.

Nach den weiteren Angaben von Rückert läßt der Vorgang der Bildung des Spiraldarms 2 Vorgänge unterscheiden: 1) eine rinnenartige Einbiegung des noch gestreckt verlaufenden Darmrohrs, wodurch die eine Wand als Längsfalte ins Lumen vorspringt. Diese Bildung beruht auf Breitenwachstum des Epithelrohrs. 2) Davon zu unterscheiden ist die Windung des entodermalen Epithelrohrs innerhalb seines Peritonealschlauchs um seine Längsachse. Diese Windung erfolgt in Spiraltouren in der Richtung einer rechts gewundenen Schraube. Von hinten nach vorn fortschreitend, bilden sich $7^1/_2$ Windungen aus (Fig. 106). Die Mechanik dieses Prozesses ist als Längenwachstum des entodermalen Epithelrohrs aufzufassen, bei fixiertem vorderen und hinteren Ende und bei verschieblicher Einlagerung desselben innerhalb des weiteren Peritonealschlauches. Das vordere Ende des Spiraldarms kann nicht nach vorn weiter in die Länge wachsen, es wird sogar durch stärkeres Längenwachstum des Vorderdarms zurückgedrängt. Das hintere Ende ist am After fixiert. Rückert hat den Prozeß in gewissem Sinne mit dem Längenwachstum des Dünndarms höherer Wirbeltiere verglichen. Bei letzterem kommt es zur Schlingenbildung, da das Peritonealrohr sich mit dem Entodermrohr dreht. Rückert hat auch experimentell dies bestätigt gefunden: wenn man nämlich bei Pristiurus die Außenwand des gestreckten Darmrohrs, den Spiraltouren folgend, der Länge nach aufschneidet, so kann man den entodermalen Spiraldarm auf- und wieder zudrehen, sich also leicht von der ontogenetischen Drehung überzeugen. Die Drehung bildet sich nicht gleichmäßig aus: während die hinteren 7 Windungen sehr stark gedreht sind, zeigt die vorderste halbe Windung nur eine schwache Drehung, so daß die Falte nach vorn schließlich gerade ausläuft. Daß sich aber auch vorn der ganze Darm um etwa 180° dreht, zeigt die stattfindende Verlagerung des Leber-, Pankreas- und Dottergangs [1]).

---

1) Die ursprünglich dorsale Mündung des Ductus pancreaticus rückt allmählich zuerst nach links, dann ganz ventralwärts herab; die des Dottergangs rückt von der ursprünglich ventralen Lage um die rechte Cirkumferenz des Darmes auf die Dorsalfläche, die Mündung des Ductus choledochus endlich rückt ebenfalls von der ur-

Bei Carcharias, Zygaena u. a., deren Spiralfalte in ganzer Länge gerade verläuft, hat sich der ganze Spiraldarm so entwickelt, wie bei Pristiurus nur dessen vorderes, craniales Ende, nämlich durch spiralige Einrollung.

Bei Torpedo schildert P. Mayer die embryonalen Spiraldarmfalten als quere Falten, ohne jeden Ansatz zur Bildung von Kegeln. Bei Raja, Scyllium, Mustelus und Pristiurus bildet die Spiralklappe bekanntlich späterhin Kegel mit cranialwärts gerichteter Spitze. In dieser Anordnung sieht Mayer den normalen Zustand, während die hierin bei Raja auftretenden Verschiedenheiten nicht individuelle

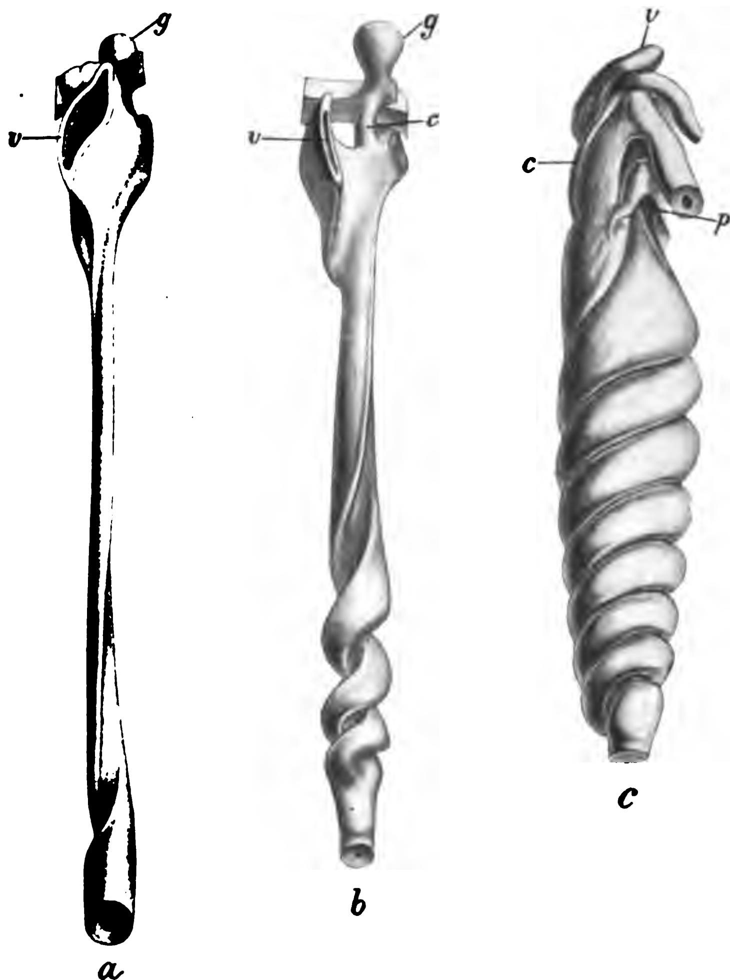


Fig. 106. Entwickelung des Spiraldarms von Pristiurus. Ventralansicht nach Rückert. a Stad. K. n. Balfour. b Stad. *L-M.* n. Balfour. c Embryo 28 mm lang. *g.* Gallenblase. *v.* Dottergang. *c.* Ductus choledochus. *p.* Pankreasanlage.

sprünglich ventralen Lage um die rechte Seite dorsalwärts. Alle drei Gänge umgreifen dann infolge der Drehung spiralig den Darmumfang.

Varianten, sondern nach MAYER Artefakte oder funktionelle Zustände des Darmes sein sollen. Torpedo besitzt auch später keinen gedrehten Spiraldarm, was sich schon in embryonalen Zuständen ausprägt.

Als einen Rest der bei Selachiern so stark ausgebildeten Darmdrehung in der Ontogenese faßt RÜCKERT auch die bei Amphibien und Säugetieren bestehende Drehung am Duodenum im Bereich der Leber- und Pankreasmündung auf, und im gleichen Sinne beurteilt er die Magendrehung der Säugetiere.

Während RÜCKERT also die Bildung des gedrehten Spiraldarms auffaßt als eine Achsendrehung des Darmrohrs, mit einer durch Epithelzellenverschiebung am Hinterende des Darmrohrs ausgeglichenen Gegendrehung, hat sich in letzter Zeit APPEL gegen diese Auffassung gewendet. Nach diesem handelt es sich nicht um Drehung und Gegendrehung des Darmrohrs, sondern die Spiralfalte entsteht wie alle Oberflächenbildungen durch ungleiches Wachstum des Epithels, nicht durch einfaches Längenwachstum, wie es RÜCKERT annimmt. Auch scheinen mir die histologischen Angaben von RABL hier Beachtung zu verdienen. Wenn an Stelle der der Spiralfalte zu Grunde liegenden Peritonealwucherung das Entoderm auch eine besondere Ausbildung zeigt, so spricht dies gegen eine Verschiebung des Entodermrohrs gegen das äußere Peritonealrohr, denn bei einer solchen müßten doch nach und nach immer andere Stellen des Entoderms mit der mesodermalen Leiste in Berührung kommen. Nach RABL's Angaben muß es aber immer die gleiche Stelle bleiben.

Bei Selachiern kommt es stets zur Ausbildung eines voluminösen Magenabschnittes zwischen der letzten Kiemenspalte und der Mündung des Ductus choledochus und pancreaticus. Der Magen legt sich in eine Schlinge, an welcher man einen weiteren Cardialteil und einen engeren Pylorusteil unterscheiden kann, die U-förmig gegeneinander gekrümmt sind. Im Magen kommt es zur Bildung von tubulösen Drüsen. Die Spiralklappe entwickelt sich nur im Mitteldarm. An dem kurzen Enddarm bildet sich eine Ausstülpung dorsalwärts, die Rectumdrüse.

Die bindegewebigen Teile der Darmwand, sowie die Muscularis entwickeln sich auch hier aus der Splanchnopleura.

Ganoiden. Bei Ganoiden mit holoblastischer Ontogenese entwickelt sich das Darmrohr direkt aus dem Entoderm, nachdem das gastrale Mesoderm und die Chorda sich abgeschnürt haben. Durch den Reichtum an Dotterblättchen in den Zellen, besonders der ventralen Wand, ist der Mitteldarm vom Kopfdarm getrennt. An der Grenze ist die Bildungsstätte von Leber und Pankreas. Der Vorderdarm läßt hinter dem Kiemendarm einen beträchtlich erweiterten Magen entstehen. Der Nahrungsdotter findet sich hier nicht, wie bei allen anderen Vertebraten in dem Mitteldarmabschnitt in reichlicher Masse angehäuft, sondern im Endabschnitt des Vorderdarms, d. h. dem späteren Magen, der dadurch schon beim jungen Embryo ein sehr voluminöses Organ darstellt (Fig. 128). Caudal von ihm schließt sich der Mitteldarm an. Die Mündung der Leber- und Pankreasanlage ins Darmrohr findet sich candal hinter dem mit Dotter erfüllten Magenabschnitt (BALFOUR). Mittel- und Enddarm bilden ein dünnes Rohr. Im Mitteldarm entwickelt sich eine Spiralklappe zum Teil ebenso wie bei Selachiern, bei Lepidosteus beginnt ihre Rück-

bildung, insofern sie nur noch in der caudalen Hälfte des Mitteldarms sich entwickelt. Im kurzen Enddarm fehlt die Klappe.

Drüsen in tubulöser Form treten im Magen auf.

Hinter dem Pylorus kommen fingerförmige Appendices pyloricae zur Entwickelung.

Teleostier. Bei den Knochenfischen entwickelt sich der Darmkanal in frühen Embryonalstadien gleichartig. Mit der Abhebung des Embryo vom Dottersack geht die Darmrinne in ein Darmrohr über. Bei Salmoniden findet nach Balfour sehr früh eine Abschnürung des Darmdottersacks vom Darmrohr statt. Die Resorption des Dotters wird dann durch den Blutgefäßapparat des Darmdottersacks besorgt. Es besteht längere Zeit ein postanaler Darm, der funktioniert. Man findet in embryonaler Zeit Dottermaterial nicht nur im Lumen des Mitteldarms, sondern auch im postanalen Darm, so daß hier also jedenfalls eine Verdauung stattfindet.

Auch hier tritt eine Sonderung in Vorder-, Mittel- und Enddarm ein. Die Grenze des Vorderdarms ist durch Leber- und Pancreasanlage gekennzeichnet. Der Enddarm ist sehr kurz und geht ohne scharfe Grenze aus dem Mitteldarm hervor. Der Schwanzdarm erfährt frühzeitig eine Rückbildung.

Der Magen bildet sich sehr verschieden aus. Er fehlt bei Cyprinoiden, Labriden, Gobiiden, Blenniiden, Syngnathus und Cobitis. Bei diesen findet sich die Mündung des Leber- und Pancreasausführganges unmittelbar hinter dem Kiemendarm. Bei den übrigen entwickelt sich ein Magen, der aus einem kurzen, hinter der letzten Kiemenspalte beginnenden Oesophagus sich fortsetzt. Der Oesophagus erhält erst sekundär ein Lumen, indem er zuerst einen kompakten Zellstrang darstellt, der aus der trichterförmig nach hinten sich verjüngenden Kiemenhöhle sich fortsetzt. Nach dem Magen zu tritt wieder ein Lumen auf. Bei vielen Teleostiern entwickeln sich die Appendices pyloricae als fingerförmige Ausstülpungen des Mitteldarmanfangs. Ueber ihre Beziehung zum Pankreas siehe bei diesem. Der Mitteldarm zeigt bei wenigen Formen noch Andeutungen einer Spiralklappe. Der Enddarm setzt sich als kurzes Rohr ohne scharfe Grenze aus dem Mitteldarm fort. Ueber die Entwickelungsvorgänge am Teleostierdarm sind wir unterrichtet durch Agassiz und Vogt, Balfour, Cattaneo, Edinger, de Meuron, Stricker, Kopsch.

Der Vorderdarm der Knochenfische giebt auch der Schwimmblase ihre Entstehung. Die erste Entwickelung dieses Organs findet sich bei Embryonen von Salmo im Alter von 12 mm Länge, 41 Tage nach dem Streichen. Die Speiseröhre ist in diesem Zustande ein solider Zellstrang, die Fortsetzung der mit weitem Lumen versehenen Mund- und Kiemenhöhle. Hinter der Speiseröhre besitzt der Vorderdarm ein Lumen, und hier unmittelbar hinter dem kompakten Oesophagus entsteht die Anlage der Schwimmblase als hohles Divertikel, welches an der dorsalen Fläche des Darmes erscheint und sich dorsalwärts und nach rechts ausdehnt. Es unterscheidet sich von anderen Darmdivertikeln dadurch, daß es die gesamte Darmwand, also auch ihren Celomüberzug mit ausstülpt. An diese Ausbuchtung setzt sich das von den Nieren kommende dorsale Mesenterium fest, und in dieses hinein findet die Weiterausbildung der Schwimmblase statt (Balfour Corning).

Auch bei Dipnoern bildet sich eine Spiralfalte im Darmkanal aus, wie wir durch KERR von Lepidosiren wissen. Ich gebe in Fig. 107 eine Darstellung davon.

Amphibien. Bei Amphibien haben wir die embryonale Entwickelung des Darmes und die Umbildungen desselben bei der Metamorphose zu unterscheiden. Hier spielen sich besonders bei Anuren komplizierte Vorgänge ab.

Bei allen Amphibien sondert sich das primitive Darmrohr, schon bevor das Dottermaterial resorbiert ist, in einen Vorder-, Mittel- und Enddarm (Fig. 135). An der Grenze zwischen den beiden ersten Abschnitten bildet sich Pankreas und Leber aus (Fig. 108b). Der Mitteldarm enthält die dotterreichen Zellen des Entoderms. Dieselben liegen in der ventralen Hälfte der Mitteldarmanlage. Es stellt sich kein Gegensatz zwischen Darm- und Dotterentoderm her, insofern auch die dotterreiche Zellenmasse, nachdem die Dotterblättchen resorbiert sind, zum Aufbau der Darmwand verwendet wird. Die Gymnophionen machen nach den Gebrüdern SARASIN eine Ausnahme.

Ein postanaler Darm ist ebenso wie ein Ductus neurentericus bei allen darauf untersuchten Formen nachgewiesen worden. Der Vorderdarm sondert sich stets in Kiemenhöhle, Oesophagus und Magen. Letzterer ist zuerst in sagittaler Längsrichtung angeordnet, die er bei Urodelen meist beibehält, während er bei Anuren eine Krümmung unter stärkerer Ausbildung des Fundus erfährt. An diese kann sich weiterhin eine Drehung anschließen, die eine Querstellung hervorbringt (Bufo).

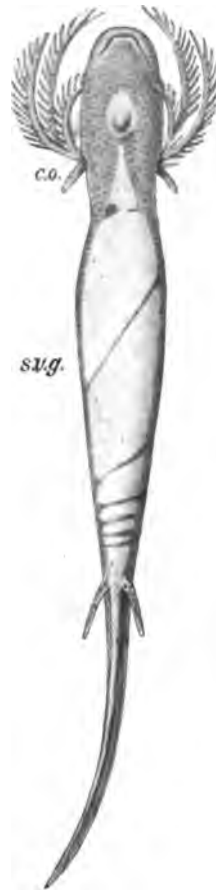


Fig. 107. Lepidosiren, 30 Tage nach dem Ausschlüpfen. Ventralansicht nach KERR. *svg.* Spiralfalte des Mitteldarms.

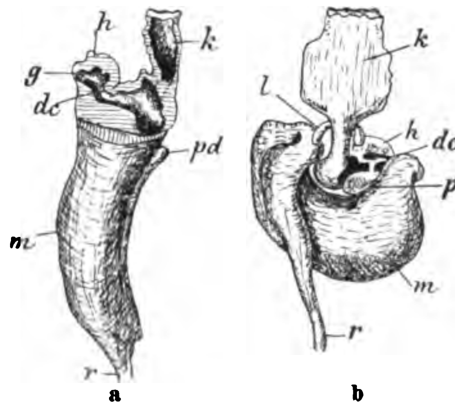


Fig. 108. Entwickelung des Darmkanals vom Frosch nach HAMMAR. a seitliche Ansicht, Embryo 7 mm Länge, b 8,5 mm Länge von hinten. *k* Kopfdarm. *l* Lunge. *h* Leber. *g* Gallenblase. *dc* Ductus chelodochus. *p* Pancreas dorsale. *m* Mitteldarm. *r* Rectum.

Die Achsendrehung, welche im Duodenum sich findet, wurde schon von GÖTTE beschrieben (Fig. 108b). GÖPPERT hat bei der Untersuchung der Pankreasentwickelung ebenfalls darauf hingewiesen und

RÜCKERT hat diese Drehung mit der Darmdrehung bei Selachiern unter Ausbildung des Spiraldarms verglichen resp. darauf hingewiesen, daß hier möglicherweise ein Rest dieser Drehungserscheinung bestehe.

Es findet damit zugleich eine Verlagerung der Leber- und Pankreasausführgänge statt, die bei diesen Drüsen zu besprechen ist. Außer der Gastroduodenalschlinge bildet sich bei Anuren aber auch frühzeitig, bei Larven von 8,5 mm bereits erkennbar, eine Mitteldarmschlinge aus, in einem Stadium, wo dieser noch mit dotterkörnchenreichen Entodermzellen dicht erfüllt ist und infolgedessen ein weites Lumen zeigt (Fig. 108). Diese beiden Figuren zeigen das Längenwachstum und die Achsendrehungen des Darms einer jungen Froschlarve. In der Folge findet unter Aufsaugung des Dottermaterials ein beträchtliches Längenwachstum des Mitteldarms statt, das genau von GÖTTE geschildert wurde (Fig. 109 und 110a). Es führt zur spiraligen Aufrollung des ganzen Mitteldarms, der sich dann in einen kurzen voluminösen Enddarm fortsetzt. Die Grenze gegen letzteren ist scharf abgesetzt. Zur Zeit der Metamorphose findet eine Rückbildung des langen Mitteldarmrohrs statt, womit der bleibende Zustand erreicht ist (Fig. 110 u. 111).

Bei Urodelen unterscheidet sich die Entwickelung des Darmrohrs von derjenigen bei Anuren durch das geringere Längenwachstum des Mitteldarms. Die Drehung der Gastroduodenalschlinge findet nicht in dem Maße statt wie bei Anuren.

Die Sonderung des Enddarm und seine scharfe Absetzung gegen den Mitteldarm vollzieht sich wie bei Anuren.

Die Vorgänge der Aus- und Rückbildung des Anurenlarvendarms sind in jüngster Zeit von RATNER und REUTER geschildert worden.

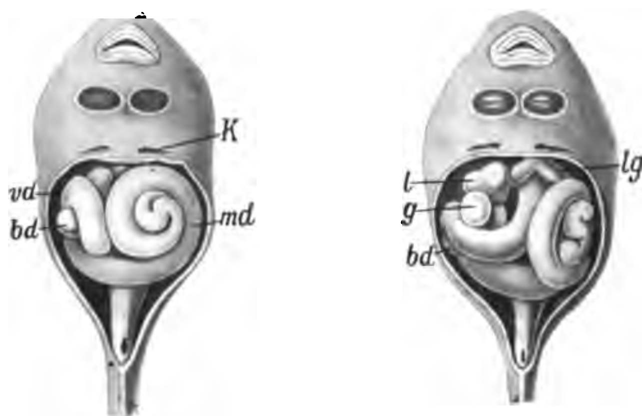
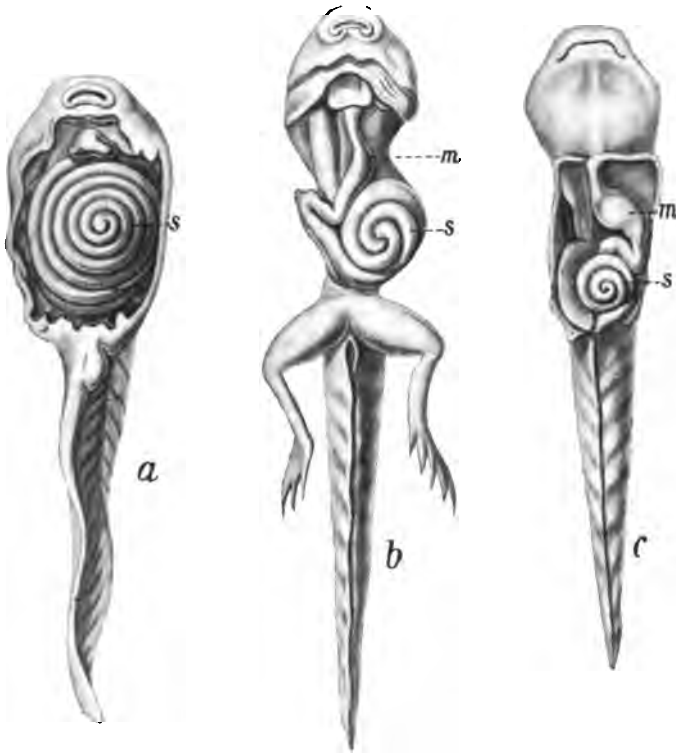


Fig. 109. Bombinator igneus, junge Larve. Entwickelung der Darmspirale (nach GÖTTE). *vd* Vorderdarm. *md* Mitteldarm. *bd* linke Pancreasanlage. *l* Leber. *g* Gallenblase. *k* Oeffnung der Kiemenhöhlen.

Nach RATNER beruht das mächtige Längenwachstum des Mitteldarms zur Dünndarmspirale auf starkem Wachstum des Epithelrohrs. Bindegewebe und Darmmuskulatur bleiben zurück und erscheinen so auseinandergedrängt, daß man auf dem Querschnitt des Darms kaum etwas davon sieht. Jedenfalls bildet die Muscularis keine geschlossene

Schicht. Bei ganz jungen Larven mit kaum sichtbaren Stummeln der hinteren Extremitäten ist die Pylorusgrenze des Magens durch die hier beginnenden Drüsenbildungen der Schleimhaut erkennbar. Dieser



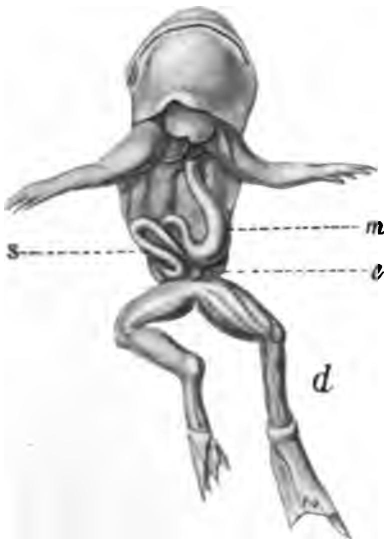


Fig. 110. Rückbildung der Darmspirale von Alytes obstetricans (nach REUTER) während der Metamorphose. *m* Magen. *s* Mitteldarm. *e* Enddarm.

Abschnitt des Magens erscheint dadurch verdickt. Von diesem Stadium an wächst die Darmspirale aus. Bei Larven, deren Hinterbeine 8 mm lang sind, hat er erst eine Länge von 63 mm. Die größte Länge erreicht er bei Larven mit ca. 10 bis 12 mm langen Hinterbeinen. Er ist dann 80 mm lang (Fig. 110a). Auf der Höhe seiner Ausbildung stellt der Mitteldarm eine Doppelspirale dar, die in $2^1/_2$—3 Windungen vom Pylorus aus von rechts nach links sich windet. Diese Windungen liegen nicht in einer Ebene, sondern steigen ventralwärts

auf. Von da an verlaufen ebensoviele Windungen in umgekehrter Richtung zwischen den ersteren und gehen in den Enddarm über. Von da an beginnt seine Reduktion an Länge und Weite. Unmittelbar vor dem Durchbruch der vorderen Extremitäten zeigt er zuerst eine Länge von 45 mm, dann schließlich nur noch 25 mm. Mit der Verkürzung geht eine Aufrollung der Spirale einher und eine Bildung von Schlingen. In einem Stadium findet man den einen Teil des Darms noch spiralig, den anderen schon in Schlingenform. Nach Ratner erfolgt die Reduktion von beiden Enden her und schreitet nach der Mitte zu fort. Sie ist durch Zusammenschiebung der Muskelelemente bedingt. Nach Reuter ist sie die Folge einer peristaltischen Kontraktion, die von oben nach unten fortschreitet. Der Darm bildet dann keine Spirale mehr, sondern nur einige Schlingen, die in der linken Hälfte der Bauchhöhle liegen. Nunmehr nimmt die Leber den größten Raum der Bauchhöhle ein. Auch der Magen erfährt eine wesentliche Volumsabnahme (Fig. 110). Bei Larven mit 6 mm langen Hinterbeinen ist der Magen 11 mm lang. Wenn die Hinterbeine eine Länge von 18 mm erreicht haben, zeigt der Magen nur noch eine Länge von 6 mm (Fig. 111).

Während bei den holoblastisch sich entwickelnden Amphibien der dotterreiche Abschnitt des Entoderms ebenfalls schließlich an der Bildung der Darmwand teilnimmt, verhält sich die Ausbildung der Darmwandung bei Gymnophionen nach Sarasin anders.

Ichthyophis entwickelt sich nach dem Typus meroblastischer Eier und besitzt in einem frühen Stadium einen großen Dottersack, dem die Keimscheibe aufgelagert ist. Dabei besteht ein Kopfdarm, eine Darmrinne und ein Enddarm. Mit der Darmrinne ist der große entodermale Dottersack in Verbindung.

Derselbe wird nicht vom Entoderm der Darmrinne umwachsen, sondern bleibt stets scharf von ihm getrennt. Er steht nicht durch einen engen Dottergang mit ihm in Verbindung, sondern durch einen langgestreckten spaltförmigen Darmnabel. Der Dottersack macht dann komplizierte Umbildungen durch, indem er von der Kugelform in eine langgestreckte, mehrfach gewundene Schlauchform übergeht. In diesem Zustand wird er von der seitlichen Bauchwand umwachsen und ganz in die Bauchhöhle aufgenommen. Das ist bei 7 cm langen Embryonen erfolgt und zu dieser Zeit beginnt auch die Reduktion der äußeren Kiemen. In der Bauchhöhle findet später die Resorption des Dotters statt.

Während nach Funk, Carus und Rusconi bei Salamandra maculata der Dottersack so aufgebraucht wird, daß seine Wandung direkt in die Darmwand aufgenommen wird und demnach wie bei anderen Amphibien an ihrem Aufbau teilnimmt, gab Sarasin bei Ichthyophis an, daß der Dottersack sich vom Darmepithel ablöse wie bei Sauropsiden und sein Inhalt nicht vom Darm aus, sondern durch die Zellen des Dottersacks selbst und die Blutgefäße desselben resorbiert werde. Dabei legt sich das Entoderm des schrumpfenden Dottersacks in Falten und Krausen, wie es durch H. Virchow und Strahl auch für Sauropsiden geschildert wurde. Die frisch ausgeschlüpfte Larve zeigt den Dottersack ganz aufgezehrt und besitzt einen gestreckten Darmkanal. Im Enddarmabschnitt kommt auch bei Ichthyophis vorübergehende Obliteration des Lumens durch Wucherungen der Epithelzellen zustande. Indem dann zwischen den Zellen Lücken auftreten und diese

unter allgemeinem Wachstum des Darmrohrs an Größe und Zahl zunehmen, stellt sich ein einheitliches bleibendes Lumen wieder her, das bei Embryonen, deren Dottersack von der Bauchwand ganz umwachsen ist, gefunden wird. Seitliche Falten am Enddarm wurden von SARASIN als Andeutungen einer Spiralfaltenbildung gedeutet; ob mit Recht, bleibe dahingestellt.

Reptilien. Bei dieser niedersten Amniotengruppe bildet sich das Darmrohr aus dem flächenhaft ausgebreiteten Entoderm mit der Splanchnopleura in dem Maße, wie der Embryo sich vom Dottersack abhebt. Zuerst entsteht demnach die Kopfdarmhöhle, die durch die vordere Darmpforte sich in die Darmrinne fortsetzt. Letztere geht, nachdem auch der Schwanzteil des Embryo sich aus dem Dottersack erhoben hat, durch die hintere Darmpforte in den Enddarm über. Bei Embryonen von Eidechsen (Phrynocephalus) mit 17 bis 19 Somiten ist der Enddarm ein geschlossenes Rohr bis zum 15. Somit. An dieser Stelle liegt also die hintere Darmpforte. Weiter nach hinten nimmt er den Urachus auf und von da an beginnt die weiter caudalwärts sich erstreckende Kloake. Am Enddarm ist auch ein postanaler Abschnitt zu unterscheiden, der im Canalis neurentericus mit dem Centralkanal des Medullarrohrs kommuniziert. Unter weiterem Abschluß der Darmrinne zum Darmrohr entwickelt sich ein dünner Dottergang, welcher im Bereiche des Mitteldarms vom Darmrohr ausgeht und in den Dottersack sich öffnet. Nun kommt es zur Ausbildung der Magenerweiterung. Es schließt sich nach der Bildung der Leber- und Pankreasanlage die Linksdrehung des Magens an. Vorher hatte sich die Gastroduodenalschlinge gebildet, deren Konkavität zuerst ventralwärts, dann nach rechts gerichtet ist. Es folgt dann das Längenwachstum des Mitteldarms in verschiedenem Maße. Die Grenze zwischen Mittel- und Enddarm ist schon frühzeitig deutlich markiert, indem der Enddarm mit einer plötzlichen Erweiterung beginnt. Der Enddarm zeigt kein stärkeres Längenwachstum. Vom postanalen Darm ist bekannt, daß er von vorn nach hinten auswächst. Der Canalis neurentericus schließt sich bei Embryonen mit 17—19 Somiten. Der Schwanzdarm obliteriert an seinem vorderen Ende zuerst, so daß er dicht hinter

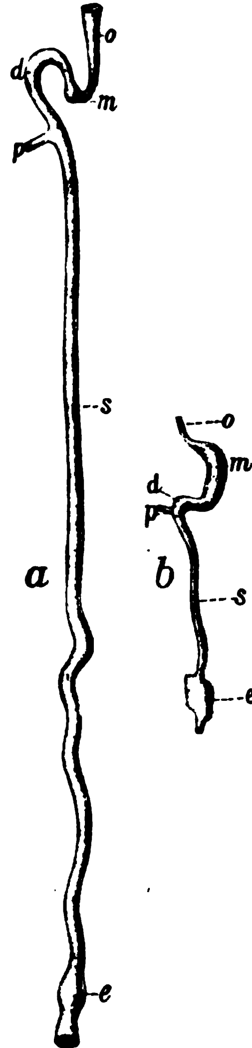


Fig. 111. Darmkanal von Alytes obstetricans (nach REUTER). a Larve auf der Höhe ihrer Ausbildung. b nach Abschluß der Metamorphose. *o* Oesophagus. *m* Magen. *d* Duodenum. *p* Duct. Pancreaticus. *s* Mitteldarm. *e* Enddarm.

dem After schon einen soliden Strang darstellt, während er weiter hinten im Schwanzabschnitt des Embryo noch ein Lumen besitzt.

Auch hier bildet sich der Oesophagus in der Weise aus, daß er vorübergehend obliteriert und erst tertiär sein bleibendes Lumen erhält. Die Gastro-Duodenalschlinge bildet sich ebenfalls aus und führt eine Drehung aus mit der Konkavität nach rechts. Dies wird in geringerem Maße bei Eidechsen, kaum bei Schlangen, am stärksten bei Schildkröten ausgeführt, wo noch eine Querstellung des Magens sich ausbildet. Der Dünndarm wächst ebenfalls in die Länge, so daß Schlingenbildung zustande kommt, während der Enddarm kurz bleibt.

Bei Vögeln spielt sich die erste Ausbildung des Darmkanals ähnlich wie bei Reptilien ab. Wir kennen diese Vorgänge vom Hühnchen, der Ente, dem Vogelstrauß, Wellensittich. Die zeitliche Folge ergiebt sich im wesentlichen gleichartig. Beim Hühnchen sind die Vorgänge am genausten bekannt. Unter Abhebung des Kopfteils des Embryo vom Dotter entsteht in der 2. Hälfte des 2. Bebrütungstages zuerst die vordere Darmbucht, Kopfdarmhöhle. Die hintere Darmbucht erscheint erst in der 2. Hälfte des 3. Tages, nachdem vorher schon die Anlage der Leber sich bildete. Der Vorderdarm läßt schon am Anfang des 3. Tages die spindelförmige Erweiterung des Magens erkennen. Am Ende des 3. Tages tritt der Schwanzdarm schon mit der Kloake in Verbindung. Er erleidet sehr rasch eine Rückbildung, so daß er in der Mitte des 4. Tages meist ganz geschwunden ist.

Die Darmrinne verengert sich mehr und mehr, so daß am 7. Tage das geschlossene Darmrohr meist nur durch einen engen Dottergang mit dem Dottersack zusammenhängt. Die Abgrenzung des Vorderdarms gegen den Mitteldarm ist schon am Anfang des 3. Tages durch die Leberanlage gekennzeichnet, während die Grenze des Mitteldarms gegen den Enddarm mit der ersten Anlage der Blinddarmausbuchtungen am Ende des 4. Tages hervortritt. Am Anfange des 6. Tages tritt die Bursa Fabricii auf als Ausbuchtung des Proctodaeum.

Von frühen Sonderungen des Vorderdarms sind hier anzuführen die Linkslagerung des Magens, die am Anfang des 4. Tages schon besteht. Doch treten die ersten Anlagen der Magendrüsen als Epithelsprossen erst in der Mitte des 6. Tages auf. Die Speiseröhre erleidet einen vorübergehenden Verschluß etwa im Verlauf des 6. Tages. Am Ende dieses Tages wird er schon wieder durchgängig und es tritt die Anlage des Kropfes als Erweiterung über dem Magen auf. Beim Hühnchen bildet sie sich als Ausbuchtung nach der rechten Seite. Swenander hat in letzter Zeit 4 Arten von Kröpfen nach ihrer Genese unterschieden, die er noch nicht genauer charakterisiert hat: demnach sind verschieden die Kropfbildung bei 1) Columbae, 2) Raptatores, 3) Rasores, 4) Fringillidae, Sumpf- und Schwimmvögeln. Beim Vogeldarm bildet sich eine primitive Darmschlinge ähnlich wie bei Säugetieren. Sie besteht am 5. Bebrütungstage. Das Duodenum zeigt dann ein starkes Längenwachstum bei allen Vögeln und die Mündungen von Leber und Pankreas finden sich an verschiedenen Punkten desselben, bald am Anfang, bald am Ende (Gadow). Infolge des Kurzbleibens des Enddarms findet das Auswachsen der ersten Schlinge anders als bei Säugetieren statt. Am 7. Tage besteht außer der Duodenalschlinge eine weitere Schlinge, die in der Nabelausbuchtung des Peritonealsacks liegt. Der aus ihr austretende Bogen verläuft direkt zur Kloake. In letzterem Abschnitt ist die Anlage des Endes vom

Mitteldarm und der ganze Enddarm enthalten. Am 9. Tage ist der Dünndarm mächtig in die Länge gewachsen zu zahlreichen Schlingen, die zum Teil durch den Nabel hervortreten. Um dieselbe Zeit ist auch die Sonderung des Magens in den Vormagen und Muskelmagen eingetreten, die bei Raubvögeln nicht so scharf hervortritt als bei Körnerfressenden. Die Längenausbildung des Darms tritt hier ähnlich wie bei Säugetieren zuerst am Dünndarm auf; derselbe legt sich in charakteristische Schlingen, die durch das weite Herabtreten des Magens eine besondere Anordnung zeigen. Das Duodenum geht rechts vom Magen herab zum Nabel, wo es scharf umbiegend zur Unterfläche der Leber zieht. Von hier tritt der Dünndarm wieder von der rechten Seite her zum Nabel, bildet außerhalb desselben einige Windungen, von denen eine den Dottergang aufnimmt und geht dann, in die Bauchhöhle des Embryo zurücktretend, auf der linken Seite in den sehr erweiterten kurzen Enddarm über, der längs des Kreuzbeines zur Kloake tritt. Auch die Blinddarmanhänge liegen zum Teil außerhalb des Nabels. Die Dünndarmschlingen, die sich beträchtlich vermehren unter fortschreitendem Längenwachstum, treten vom 16. Tage an wieder in die Bauchhöhle zurück. Am 20. Tage folgt ihm auch der Dottersack (K. E. von Baer, Gadow, His, A. Virchow). Auch die mannigfaltige spätere Anordnung des Darmkanals bei Vögeln einzugehen ist hier nicht der Ort. Ich verweise hierüber besonders auf die Arbeiten von Gadow.

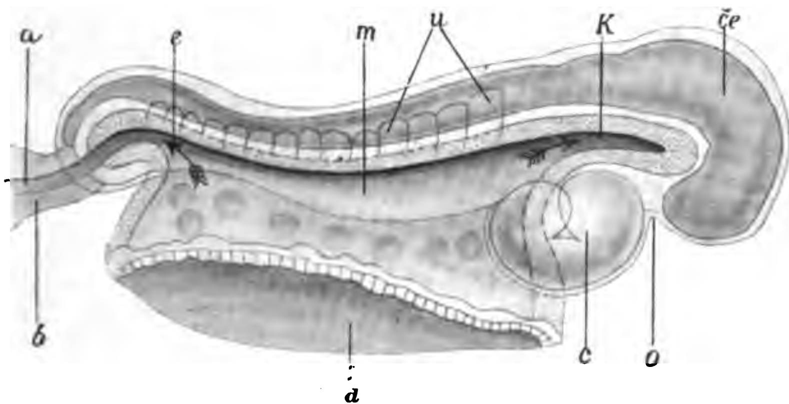


Fig. 112. Menschlicher Embryo mit 14 Urwirbeln, Sagittalschnitt. Nach Kollmann. Erste Anlage des Darmes. *k* Kopfdarm. *m* Mitteldarm. *e* Enddarm. *d* Dottersack. *b* Bauchstiel. *a* Allantois. *o* Mundbucht. *ce* Gehirn. *c* Herz. *u* Urwirbel.

Säugetiere. Bei Säugetieren und dem Menschen legt sich das Darmrohr ebenso an wie bei Sauropsiden, nur daß der Dotter durch die mit seröser Flüssigkeit erfüllte Keimblase ersetzt ist. Die frühen Stadien, wie sie von Bischoff, Kölliker, His, Fol, Toldt gefunden wurden, sind in neuer Zeit vielfach bestätigt und ergänzt worden (Bonnet, Stoss, Martin, Keibel). Ein frühes Stadium vom Menschen (Fig. 112) stellt einen Befund dar, der im wesentlichen bei allen Säugetieren zuerst besteht: Kopfdarmhöhle, vordere Darmpforte, Darmrinne, hintere Darmpforte und Enddarm, in den postanalen Darm fortgesetzt, sind zu

unterscheiden. Ich führe noch die Angaben von Keibel beim Schwein an, wonach hier der Enddarm der Bildung der Kopfdarmbucht beträchtlich vorauseilt. Letztere tritt am Anfang der 3. Woche zuerst auf. In der Mitte der 2. Woche tritt der Schwanzdarm auf, der am Anfang der 4. Woche schwindet. Unter weiterer Abschnürung des Darmrohrs vom Dottersack näheren sich vordere und hintere Darmpforte (Fig. 113a). Schon vorher kommt es zur Anlage der Leber und des Pankreas. Nachdem ein dünner Dottersackstiel gebildet ist, oder während dieser sich bildet, entsteht am Ende des Vorderdarmabschnittes die spindelförmige Auftreibung des Magens (Fig. 114). Dann wächst das Darmrohr zur primitiven Darmschlinge aus (His, Toldt). An dieser Schlinge ist ein absteigender, ventral gelegener und ein vom Scheitel der Schlinge umbiegend dorsal gelegener aufsteigender Schenkel zu unterscheiden. Am Beginn des aufsteigenden Schenkels entwickelt sich nahe dem Scheitel der Schlinge früh eine kleine Erweiterung, die Anlage des Coecum.

Dadurch wird der Anfang des Enddarms fixiert. Der aufsteigende Schenkel der Schlinge geht dann, zur hinteren Bauchwand gelangt, in das hier kurze absteigende Rectum über (Fig. 113b und 115). Die Konvexität dieser ersten Darmschlinge erstreckt sich in den Nabelstrang hinein. Beim 4 Wochen alten Embryo des Menschen besteht dieser Zustand und auch bei allen Säugetieren findet er sich im wesentlichen in gleicher Weise. Auch bei Formen, deren Magen bald weitere Komplikationen entwickelt, ist er zuerst in dem einfachen Verhalten zu finden. So wird dies auch z. B. von Wiederkäuern von 4 Wochen angegeben (Grohe, Martin, Stoss). Bei solchen (Rind, Schaf, Ziege) ist das Epithel im ganzen Magen, der schon zum Teil Einschnürungen zeigt, völlig gleichartig (Länge der Embryonen 1,5—2 cm).

Sonderungen des Vorderdarms. Der an den Schlund sich anschließende Oesophagus zeigt ein Längenwachstum in der 4. und 5. Woche, in dem Maße, als das Herz eine Rückwärtsverlagerung in die Brusthöhle erfährt und die Lungen sich stärker ausbilden. In seiner Wandung tritt, wie es scheint, keine vorübergehende Obliteration, wie bei niederen Wirbeltieren, ein. In der genannten Zeit bildet sich auch die Gastroduodenalschlinge aus, und der Magen dreht sich nach rechts, so daß seine ursprünglich linke Fläche nach vorn, seine rechte Fläche nach hinten zu liegen kommt. Indem sich zugleich damit die Cardia senkt, giebt der Magen seine sagittale Anordnung auf, kommt zuerst in Schräg- dann in Querstellung. Beim Schwein tritt nach Keibel die erste Drehung des spindelförmigen Magens am Ende der 3. Woche ein. Am Anfang der 4. Woche erweitert sich der Magen beträchtlich. Bei Wiederkäuern bildet sich beim schräg gelagerten Magen eine Einschnürung an der ventralen Wand. In letzter Zeit sind diese Vorgänge in der Ausbildung des Magens bei Wiederkäuern durch Krazowski, Stoss, Martin bekannt geworden.

Stoss hat ganz junge Stadien beim Schaf genau untersucht und findet beim Embryo von 4,5 mm Länge das Darmepithel noch mit der Chorda in Zusammenhang. Die Darmrinne ist 1 mm lang, und ihre Seitenwände sind in die Nabelblase fortgesetzt. Die Enddarmbucht ist sehr lang, erweitert sich an ihrem Ende in die Allantois. Mesenterien bestehen außer dem ventralen Vorderdarmgekröse noch nicht. Beim Embryo von 5,5 mm Länge ist die Darmrinne weiter zum Rohr

geschlossen. Letzteres zeigt sich im Querschnitt seitlich komprimiert (säbelscheidenartig). Es besteht ein kurzes dorsales und ventrales Schlundgekröse. Das Darmrohr steigt hinter der Leberanlage zum Nabel herab, wendet sich von diesem wieder dorsalwärts. Eine Nabelschleife und Nabelbruch sind noch nicht vorhanden. Diese erscheinen erst am Ende der 3. Woche bei 6 mm langen Embryonen. Hier erscheint auch zuerst die Anlage des Magens als spindelförmige Erweiterung des Vorderdarmrohrs. Nun bildet sich auch die Nabelschleife, so daß beim Embryo von $6^3/_4$ mm schon ein vom Schlundrohr abgesetzter Magen, Dünn- und Dickdarm zu erkennen sind (Fig. 113b u. 115). Nun erfolgt eine Drehung des Magens, der bei 9 mm langen

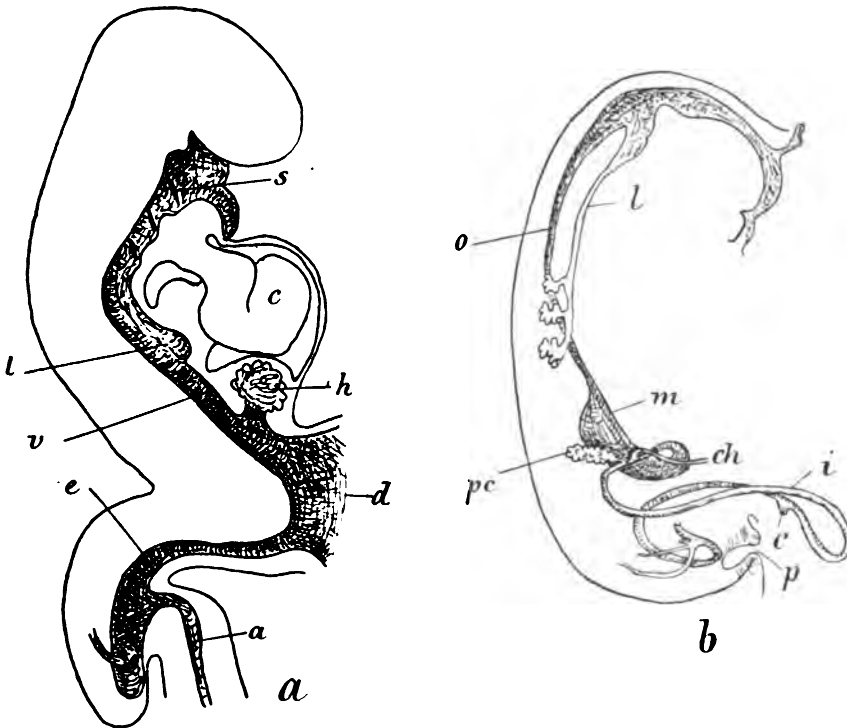


Fig. 113. Darmkanal menschlicher Embryonen (nach HIS). *s* 1. Schlundspalte. *l* Lunge. *v* Vorderdarm. *h* Leber. *d* Dottersack. *e* Enddarm. *a* Allantois. *c* Herz. *o* Oesophagus. *m* Magen. *pc* Pankreas. *ch* Ductus choledochus. *i* Darmschlinge. *c* Coecum. *p* Proctodaeum.

Embryonen gegen die Horizontalebene einen Winkel von 45° bildet, wobei er mit seinem oberen Rande nach links gedreht ist.

Die weitere Ausbildung des Magens wird von KRAZOWSKI, GROHE MARTIN im wesentlichen übereinstimmend geschildert. An der ventralen Wand des schräg gestellten Magens entsteht eine Einschnürung, welche Rumen und Reticulum von Omasus und Abomasus trennen (Fig. 117a). Links von der Schlundmündung bildet sich ein starker Blindsack, das stark nach vorn sich erweiternde Rumen (Pansen). Außerdem bildet sich an diesem als Ausbuchtung die Anlage des

Reticulum (Haube). Der distale Teil stellt die Anlage von Omasus (Buch) und Abomasus (Labmagen) dar. Die Magenachse beschreibt, abgesehen vom Rumen, eine Schlangenlinie: auf den cranial sich bildenden Pansen folgt nach links die Haube, dann nach rechts gewendet das Buch und auf dieses, nach links gewendet, der Labmagen, der nach rechts sich ins Duodenum fortsetzt. Der Pansen liegt dabei dorsal, der Labmagen ventral (Fig. 117b). Das Duodenum geht nach rechts in scharfem Bogen zur Wirbelsäule, und von da zieht der Dünndarm zum Nabel herab. Der Pansen dreht sich noch selbständig, indem seine rechte Wand dorsalwärts rückt und diese rechte Bucht eine geringe Erweiterung erfährt, während die linke mächtig weit wird. So findet es sich nach Martin bei einem Embryo von 42 Tagen. Später wird das letztgenannte Verhältnis umgekehrt. Beim 56 Tage alten Embryo hat sich das Zwerchfell entwickelt und bildet ein Hindernis für die craniale Ausdehnung des Pansen. Dieser schlägt sich caudalwärts um. In der Folge überholt die ursprünglich rechte Hälfte die linke an Größe und wird zum Hauptpansen, während die linke den Nebenpansen bildet. Auch die übrigen Magenabschnitte ändern ihre Lage: die Haube rückt nach links, das Buch nach rechts, der Labmagen nach links, sein hinterer Teil geht nach rechts ins Duodenum über. Für diese Lageänderungen führt Martin folgende Gründe an: 1) Längenwachstum des Magens überhaupt, 2) feste Lage des Schlundes und Kürze des Mesoduodenum, 3) Kurzbleiben des ventralen Magengekröses, 4) starke Ausbildung des Wolff'schen Körpers.

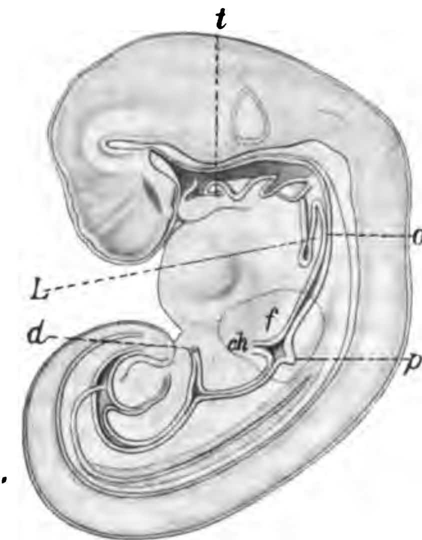


Fig. 114. Sagittalschnitt eines menschl. Embryo von 5,6 mm Länge, nach Fol. *t* Schilddrüse. *l* Lunge. *o* Oesophagus. *f* Leber. *ch* Duct. choledochus. *p* Pankreas dorsale. *d* Dottergang.

Ueber die inneren Kommunikationen der Kavitäten des Magens wissen wir durch Grohe, daß der ersten Einschnürung, welche Pansen und Haube von Buch und Labmagen abgrenzt, gegenüber die Schlundrinne sich bildet: sie erstreckt sich über den Vorder- in den Hintermagen. Die Einschnürung wird stärker, und die Vorderwand des Magens erreicht an der eingestülpten Stelle die Lippen der Schlundrinne und verwächst mit ihnen. Dann erhebt sich die untere Wand der Labmagen-Psaltereinschnürung, flacht sich ab und bildet unter Anlegen an die Schlundlippen die Psalterbrücke. Die Differenzierung der Schleimhaut erfolgt bei Embryonen von 3 cm Länge.

Bei 4 cm langen Embryonen ist das Epithel in den beiden ersten Magenabschnitten mehrfach geschichtet. Die erste Entwickelung der Labdrüsen ist bei Embryonen von 8 cm Länge nachweisbar. Die

Blätterbildung im Blättermagen erfolgt in bestimmter Regelmäßigkeit. Zuerst sprossen die Hauptblätter hervor, und erst wenn sie völlig ausgebildet sind, folgen die mittleren und nach deren völliger Entwickelung folgen die kleinsten Blätter nach. Ihre Bildung beginnt stets an der großen Kurvatur und greift von da auf die Seitenwand des Omasus über. KRAZOWSKI macht darauf aufmerksam, daß die Blätter im Omasus in ihrer Ontogenese Stadien durchlaufen, welche bei weniger entwickelten Wiederkäuern bleibende Zustände sind.

Die ersten Papillen im Pansen treten bei Rindsembryonen von 12 cm Länge auf, und der Verhornungsprozeß stimmt histologisch völlig mit demjenigen der Epidermis überein (GROHE).

Ueber die weitere Entwickelung, die Vorgänge der Drehung des Magenabschnittes verweise ich auf die Angaben, die STOSS über das Schaf macht. Das Duodenum führt eine Linksdrehung um seine Längsachse aus. Das ist für die Vereinigung der ventralen mit der dorsalen Pankreasanlage von Bedeutung.

Die Gründe, welche MARTIN für die Drehungen des Magens heranzieht, habe ich oben schon angeführt. STOSS sieht in diesen Drehungen Wachstumsvorgänge des Epithelrohrs und schließt sich damit der Meinung von RÜCKERT an, der diese Vorgänge mit der Spiraldarmbildung der Selachier in gewissem Sinne vergleicht. Erst später tritt unter Verlängerung des Mesogastrium dorsale eine Drehung des ganzen Magens ein. Es wären bei diesem Vorgange also zwei wesentlich verschiedene Stadien zu unterscheiden, die auch phylogenetisch ganz verschieden begründet sind. Der erste gleichsam die Drehung einleitende Prozeß ist als Längenwachstum des epithelialen Magenrohrs phylogenetisch ein altererbter Vorgang, dessen Grund im Darmrohr selbst liegt. Der zweite Vorgang dagegen ist durch Einflüsse der umgebenden Organe veranlaßt, speciell des Herzens, der großen Venenstämme und der Leber. Bei Säugetieren kommt die specielle Ausbildung der Thoraxhöhle mit ihrem Abschluß durch das muskulöse Zwerchfell hinzu. Diese Vorgänge, wie die Rückverlagerung des Herzens vollziehen sich bei den einzelnen Wirbeltiergruppen graduell verschieden, und demgemäß bildet sich auch die Drehung des Magens in verschiedenem Grade aus.

Dünndarm. Die Entwickelung des Dünndarms schließt sich an den Zustand der primitiven Darmschlinge an, wie er bei 4 Wochen alten Embryonen von Säugetieren und Menschen besteht. Zunächst führt die Schlinge eine halbe Achsendrehung aus, wobei der aufsteigende dorsale Schenkel vor den ursprünglich ventralen absteigenden Schenkel zu liegen kommt. Aus letzterem Schenkel, der die direkte Fortsetzung des der hinteren Bauchwand genäherten Duodenum bildet, gehen unter starkem Längenwachstum, das nach der linken Seite zu erfolgt, die Dünndarmschlingen hervor. Schon beim 5- wöchentlichen Embryo beginnt die Ausbildung der Jejunum- und Ileumschlingen, die in der 8. Woche schon stark entfaltet sind. Das Jejunum zeigt 2 Gruppen von Schlingen im linken Hypochondrium.

Jede beschreibt einen Kreis und berührt die vordere Bauchwand. Dann tritt der Darm durch die Regio umbilicalis auf die rechte Seite; hierauf wendet er sich über die Medianlinie zurück und bildet einige Schlingen in der linken Fossa iliaca, und schließlich füllt er das Becken und die unteren Räume der Bauchhöhle aus (MALL). MÜLLER schildert in Anschluß an die Angaben von HENKE gleichfalls die Entwickelung

des Dünndarms beim Menschen und findet die von letzterem geschilderten beiden Gruppen von Schlingen beim Foetus vom 3. Monat an. In der ersten Fötalzeit finden sich die Schlingen der oberen linken Gruppe in queren Zügen, sich von oben nach unten windend. In der sich daran schließenden rechten unteren Gruppe ziehen die Windungen von links nach rechts. Diese Anordnung der Schlingen ist nicht, wie HENKE meint, durch eine Enge veranlaßt, weil sie beim Foetus, wo niemals eine Enge besteht, viel klarer als später hervortritt. Die Ursache ist durch die Gestalt des Raumes der Bauchhöhle dargestellt und durch die Gesetzmäßigkeit, mit welcher der Darm diesen Raum durchläuft. Der betr. Raum ist winkelförmig gebogen, läuft von hinten-oben nach unten-vorn und biegt dann nach rechts um. In beiden Abteilungen liegen die Darmzüge gegen die Längsrichtung vertikal.

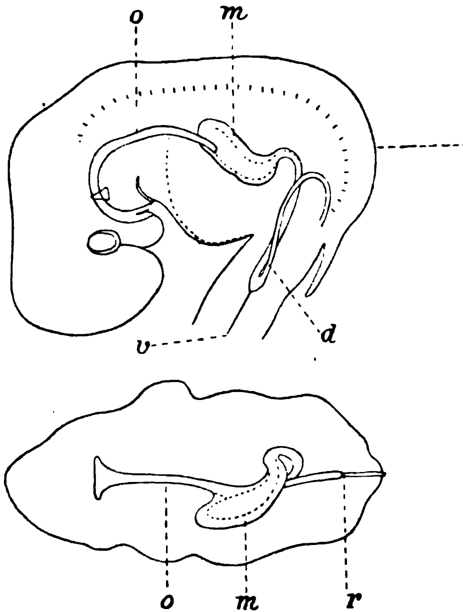


Fig. 115. Darmkanal eines Schafembryo von 14,5 mm Länge. Nach STOSS. *r* Rectum. *v* Dottergang. Andere Bezeichnungen s. Fig. 113.

Die Ausbildung der primitiven Darmschleife hat MARTIN bei Wiederkäuern genau geschildert (Fig. 116). Die einfache Schleife macht eine halbe Achsendrehung: der aufsteigende Schenkel, die Anlage des Dickdarms kommt vor den absteigenden (Dünndarm-)Schenkel zu liegen und kreuzt dabei das Duodenum. Zuerst zeigt nun der Dünndarm ein stärkeres Längenwachstum, wobei das Mesenterium im Wachstum zurückbleibt. So bildet der Dünndarm allmählich eine große Zahl von Schlingen aus (Fig. 116). Beim 8 Wochen alten Embryo des Rindes bestehen 20 Schlingen.

Für die Ausbildung des Enddarms bildet ebenfalls die erste primitive Darmschlinge des 4 Wochen alten Säugetierembryos den Ausgangspunkt. Bei der ersten halben Achsendrehung der Schlinge gelangt der Dickdarm, welcher aus dem aufsteigenden Schenkel derselben hervorgeht, ventral an den Dünndarmschenkel. Während der Dünndarm zu den zahlreichen Schlingen auswächst, bleibt der Enddarm kurz. Doch wird sein Anfang, der durch die Coecumausbuchtung kenntlich ist, in die Höhe gegen die große Kurvatur des Magens gedrängt. Erst am Ende des 3. und während des 4. Monats des Embryonallebens tritt beim Menschen ein Längenwachstum des Enddarms ein, wodurch sein Anfangsteil, das Coecum, in sehr hoher Lage von der großen Kurvatur des Magens und weiter nach rechts herunter zur unteren Fläche des rechten Leberlappens gelangt. Dann tritt erst

von der Flexura coli dextra aus ein rückläufiges Längenwachstum ein, wodurch das Colon ascendens entsteht und das Coecum in die rechte Focca iliaca gelangt.

Der Punkt, an welchem der aufsteigende Schenkel der primitiven Darmschlinge in den gerade herunterlaufenden letzten Teil des Enddarms umbiegt, ist die demnach schon früh vorhandene Flexura coli sinistra. Aus dem letzten Abschnitt des Darmes, der am Ende der

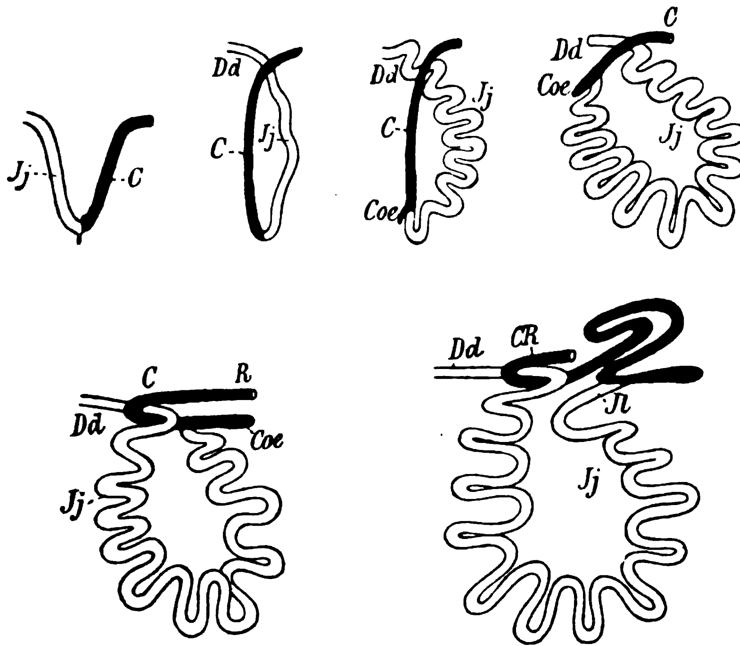


Fig. 116. Entwickelung des Mittel- und Enddarms vom Rind (nach Martin). Embryonen vom 32. bis 56. Tage. *Jj* Mitteldarm. *c* Enddarm. *Dd* Duodenum. *coc* Coecum. *r* Rectum.

4. Woche längs der hinteren Rumpfwand zur Kloake herabläuft, entwickelt sich das Colon descendens, das S Romanum und das Rectum. Im Verlauf des 3. Fötalmonats tritt durch Längenwachstum des mittleren Teiles dieses Abschnitts die Anlage der Flexura sigmoides auf.

Bei anderen Säugetieren tritt eine längere Blinddarmbildung durch paariges Auswachsen des erst einfach angelegten Coecums ein (Kaninchen), während bei Wiederkäuern die Entwickelung des Enddarms komplizierter ist durch die Ausbildung der Darmscheibe. Auch beim Rind ist nach Martin am Ende der 8. Woche, wo bereits 20 Dünndarmschlingen bestehen, der Dickdarm noch ganz kurz geblieben. Durch den auswachsenden Dünndarm ward aber seine Lage geändert. Der Dünndarm drängt auch hier den kurzen Enddarm nach oben und tritt schließlich unter dem Duodenum von der rechten auf die linke Seite. Dadurch wird der Enddarm hakenartig umgebogen und umschließt das Duodenum.

Später nun beginnt der Enddarm sein Längenwachstum und bildet die Grimmdarmspirale, die Anlage der Darmscheibe. Dies beginnt beim Rindsembryo von 9 Wochen.

Als Ursache der Spiralbildung wird das Kurzbleiben des Gekröses angegeben, an dem der wachsende Darm wie an einem Leitband zu immer engeren Kreisen herumgeführt wird (Fig. 117b). Das Gekröse ist aber zuerst ganz frei, und die Windungen der Spirale liegen nicht in einer Ebene, sondern sind wie ein Bienenkorb angeordnet. So bleiben sie beim Schwein. Später kommt es nun zu Verlötungen des Gekröses nicht nur der Grimmdarmspiralen, sondern auch dieser mit dem Rectum und mit dem Dnodenum. Dabei rücken die Grimmdarmspiralen in eine Ebene, so daß die einheitliche Darmscheibe zu stande kommt. Die Abflachung der Spiralen zur Scheibe ist veranlaßt durch das Kurzbleiben des Gekröses und durch die Ausdehnung des Pansens nach hinten.

Der Blinddarm bildet sich erst als Mesodermhöcker, in den die Schleimhaut des Dickdarms sich ausbuchtet. Mit dem Dottergang, wie Bloss meint, hat er gar nichts zu thun. Der Dottergang verläßt den Darm am Scheitel der primitiven Schleife; dieser liegt noch im Bereiche des Dünndarms.

3. Die histologische Entwickelung der Darmwand.

Die embryonale Darmwandung besteht bei allen Wirbeltieren nach der Ausbildung der Keimblätter, also am Ende der Differenzierung des Mesoderms, aus 2 Schichten: dem Entoderm und der Splanchnopleura, d. i. der medialen Lamelle der Parietalplatten.

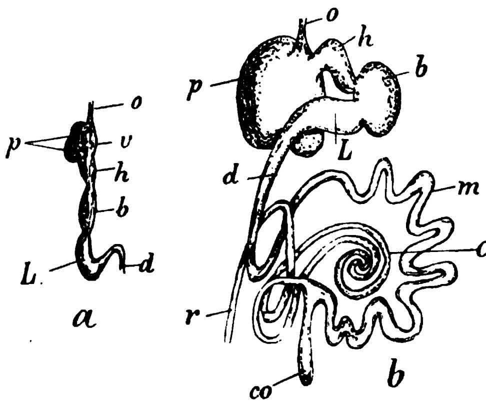


Fig. 117. a Anlage des Wiederkäuermagens. b Ausbildung des Magendarmkanals bei Wiederkäuern (nach Martin). *o* Oesophagus. *v* Vorhof. *p* Pansen. *h* Haube. *b* Buch. *l* Labmagen. *d* Duodenum. *m* Dünndarm. *c* Dickdarmspirale.

Die Splanchnopleura stellt allenthalben eine einfache Epithellage dar, deren Zellen, zuerst abgeplattet, später unter reichlichen Teilungsvorgängen ihrer Elemente vorübergehend eine Cylinderzellenlage bilden. Bei Amnioten wird sie sogar mehrschichtig und kann eine Zeit lang das zarte Entoderm beträchtlich an Mächtigkeit übertreffen.

Das Entoderm ist meist eine einfache epitheliale Zellenanlage. Bei niederen Wirbeltieren von vornherein aus Cylinderzellen gebildet, stellt sie bei Amnioten häufig zuerst eine sehr zarte Lage abgeplatteter Elemente dar, die erst kurz, bevor die Darmrinne sich zum Rohre abschließt, eine cylindrische Form annehmen. Bei Cyclostomen, Ganoiden, Dipnoern und Amphibien, welche nach dem Typus der totalen inäqualen Furchung sich entwickeln, bildet die dotterreiche Zellenmasse

der Mitteldarmanlage zuerst eine Komplikation im Aufbau des Entoderms, das demnach hier zunächst nur im dorsalen Teile seiner Wandung eine einfache Epithelschicht bildet, ventral dagegen durch eine Masse großer polyedrischer Zellen dargestellt ist, deren Plasmakörper mit einer Menge von Dotterblättchen dicht erfüllt sind (Fig. 134 von Petromyzon, Fig. 135 vom Frosch). Bei den Formen, welche aus partiell sich furchenden Eiern hervorgehen, Selachiern, Teleostiern und Amnioten, besteht das embryonale Entoderm der Darmrinne, sowie des aus dieser gebildeten Darmrohrs stets aus einer Epithellage. Die Dottermasse findet sich in dem nur durch einen Stiel mit dem Darmrohr verbundenen Dottersack, der bei vielen Formen später unter Resorption des Inhaltes in die Bauchhöhle aufgenommen (Teleostier, Sauropsiden), bei anderen aber abgestoßen wird (Selachier, Säugetiere).

Die beiden primären Schichten der Darmwand sind scharf voneinander getrennt, liegen mit ihren basalen Flächen aneinander. Ein feiner Spaltraum ist zwischen ihnen vorhanden. Zuerst liegen aber in diesem Raum keinerlei Formelemente.

Die Entwickelung der dritten Schicht der Darmwand geht zunächst von der Splanchnopleura aus, während das Entoderm längere Zeit als gleichmäßige Epithellage bestehen bleibt.

Unter Austritt von Zellen der Splanchnopleura gegen das Entoderm zu entstehen frei in den die beiden primären Darmschichten trennenden Spaltraum Zellen welche zuerst als indifferente mesodermale Elemente erscheinen. Fig. 105 zeigt dies von Selachiern. In solchen Zellen, die sich bald vermehren, hat man das Bildungsmaterial der bindegewebigen Teile der Darmwand zu erblicken. Ferner entwickelt sich aus ihnen die Muscularis der Darmwand. Der Gefäßapparat der Darmwandung zeigt eine verschiedene Herkunft. Der Chylusgefäßapparat steht in Beziehung zur Differenzierung des Bindegewebes. Von dessen Saftlakunen bildet es sich aus. Die Blutgefäße der Darmwand dringen von außen her ein, und zwar von der Aorta aus. Der Blutgefäßapparat soll auch die indifferenten Rundzellen zur Darmwand führen, welche die erste Grundlage zur Ausbildung der Lymphfollikel der Darmschleimhaut darstellen. Ob bei der Bildung der Blutgefäße, sowie des lymphatischen Apparates nicht auch das Entoderm eine wichtige Rolle spielt, ist noch Gegenstand von Kontroversen, auf die hier nur insoweit einzugehen ist, als sie die Follikelbildungen betreffen. Die anderen Fragen fallen mit der ersten Herkunft des Blutes und der Blutgefäße zusammen, die an anderer Stelle behandelt werden. Das Entoderm ist nach der heute herrschenden Anschauung die Grundlage des Darmepithels und des gesamten Drüsenapparates der Darmwand. Diese epithelialen Teile sind stets scharf von dem unterliegenden Bindegewebe getrennt. Indessen tritt die dem Darmepithel zunächst liegende Schicht des Bindegewebes in nähere Beziehung zu den epithelialen Gebilden und formiert mit ihnen die Darmschleimhaut. Ich führe dies besonders an, weil wir sehen, daß bei der weiteren Entwickelung der Schleimhaut neben dem Epithel auch stets das unterliegende Bindegewebe eine aktive Rolle spielt. Wir verdanken die genauere Kenntnis der Verhältnisse des gesamten Darmkanals der Wirbeltiere in neuerer Zeit vor allem den sorgfältigen Arbeiten Oppel's, in welchen nicht nur die Litteratur erschöpfend behandelt ist, sondern auch zahlreiche eigene Untersuchungen niedergelegt sind

Wenn ich auch mit den Deutungen und Vergleichungen, die OPPEL vornimmt, vielfach nicht einverstanden sein kann, so giebt doch das riesige Material von Thatsachen eine Grundlage, welche auch für die hier abzuhandelnden Fragen von größtem Werte war. Das betrifft besonders die Ausbildung der Schleimhaut in den verschiedenen Darmabschnitten, worüber allerdings gerade bei Fischen die entwickelungsgeschichtlichen Vorgänge vom Drüsenapparat nur lückenhaft bekannt sind.

Der Lehre EDINGER's, der sich auch STÖHR angeschlossen hat, sind neuerdings Bedenken entgegengebracht worden, und gerade OPPEL hat in neuester Zeit Gründe gegen dieselbe vorgebracht.

Es handelt sich darum, in welcher Weise die weitere Differenzierung der Darmschleimhaut sich vollzieht. Dabei sind zwei Vorgänge auseinander zu halten: erstens die Vergrößerung der resorbierenden Oberfläche der Darmschleimhaut durch Faltenbildung und zweitens die Ausbildung der secernierenden Organe, der Drüsen. EDINGER vereinigt beide Vorgänge, indem er die Faltenbildung, durch Wachstum des Epithels und des unterliegenden Bindegewebes als Grundlage für beide Bildungen annimmt. Durch Kombination von Längs- und Querfalten sollen Krypten entstehen, die zugleich die Anlagen der Darmdrüsen darstellen. Nach OPPEL hingegen handelt es sich bei der Drüsenbildung um selbständige Sprossenbildungen des Epithels in die Tiefe. Ebenso selbständig entstehen die Falten. OPPEL kehrt sogar in einem Falle, bei Amphibien, die Sache um, indem er auf Grund der Angaben REUTER's, auf die ich später eingehe, in den Drüsensprossen die Vorläufer von Falten der Darmschleimhaut erblickt.

In neuester Zeit sind die Entwickelungsvorgänge der Darmschleimhaut bei Säugetieren durch VOIGT genauer bekannt geworden, wonach die Drüsen selbständig sich bildende Sprossen des Epithels darstellen.

Ueber Amphioxus habe ich den oben angeführten Daten nichts hinzuzufügen, ich erinnere nur daran, daß hier eine Komplikation des Darmepithels durch Entwickelung von Drüsen nicht eintritt. Die Ausbildung von glatten Muskelzellen wird von STIEDA geleugnet, während noch SCHNEIDER solche in ringförmiger Anordnung schilderte.

Das Cylinderepithel des Darmes bildet hier frühzeitig Cilien aus (JOH. MÜLLER, STIEDA, RETZIUS, WIEDERSHEIM).

Cyclostomen. Bei Petromyzon bilden sich in der Darmwandung zarte Längsfalten aus, die zuerst nur durch das Epithel gebildet werden, während sekundär Bindegewebe eindringt. Bei Ammocoetes und Petromyzon bildet sich eine äußere Längs- und innere Ringmuskulatur aus, in dem Enddarm mächtiger als in vorderen Darmabschnitten.

Selachier. Bei diesen bestehen, wie wir von OPPEL wissen, entsprechend der Sonderung des Darmes in Oesophagus, Magen, Mittel- und Enddarm sehr verschiedene Ausbildungen der Wandung. In dem hinter der Kiemenregion gelegenen kurzen Oesophagus bildet die Schleimhaut Längsfalten, aber keine Drüsen aus. Ferner ist die Speiseröhre der Selachier im Anfangsteil durch mehrschichtiges Plattenepithel und papillenförmige Erhebungen ausgezeichnet, während sie gegen den Magen zu Flimmerepithel erhält. Im Bindegewebe der Schleimhaut kommt reichliches lymphatisches Gewebe zur Ausbildung (EDINGER, OPPEL). Um welche Zeit sich dies anlegt und ob etwa

das Epithel der Schleimhaut an seiner Bildung beteiligt ist, finde ich nirgends angegeben.

In welcher Weise sich die Ontogenese der stark entwickelten Magendrüsen bei Selachiern abspielt, bedarf noch der Untersuchung, ebenso die Entwickelung der besonders im Pylorusteil des Magens bestehenden zahlreichen Längsfältchen. Die Angaben EDINGER's seien hier erwähnt, wonach die Magensaftdrüsen sekundäre späte Bildungen sein sollen. Sie sollen sich aus dem Grund der Magenkrypten bilden. Im pylorischen Rohr sollen Magenschleimdrüsen entstehen am Grund der Krypten durch Schwund der Labzellenanhänge und Vertiefung der Magengrübchen.

Ueber die histologische Ausbildung der Schichten des Magens und Darmes der Ganoiden und Teleostier fehlen genauere Angaben. Wir wissen, daß im Magen Fundus- und Pylorusdrüsen zur Ausbildung kommen, daß Drüsen im Mittel- und Enddarm fehlen. In welcher Weise und in welchen Stadien die mannigfaltigen Faltenbildungen im Darm der Fische sich entwickeln, ist bis jetzt nicht genauer erforscht.

Ich erwähne hier noch die Auffassung BIZZOZERO's, wonach das Epithel an bestimmten Punkten des Darmes die Aufgabe des Ersatzes der verbrauchten Elemente haben soll. Bei Cyclostomen ist die Stelle, in welcher die lange Spiralfalte in die Darmwand übergeht, dieser Regenerationspunkt. Bei den höheren Formen der Fische sind es die Basen der Darmfalten und Krypten, welchen diese Bedeutung zukommt. Schließlich wird diese Funktion von den LIEBERKÜHN'schen Krypten übernommen, die überhaupt keine sekretorische Bedeutung, sondern nur die Anfgabe haben sollen, das verbrauchte Material des Darmepithels zu ersetzen. BIZZOZERO berücksichtigte die Fische und Amphibien, um die Verhältnisse bei Säugetieren in der angegebenen Weise zu beurteilen. Seine Auffassung wurde in neuester Zeit von VOIGT widerlegt.

Amphibien. Was die histologische Differenzierung des Darmrohrs der Amphibien betrifft, so sehen wir, daß der Vorderdarm schon bei 7 mm langen Larven von Rana mit einschichtigem Epithel ausgekleidet ist, das nach Angabe vieler Autoren Flimmerhaare tragen soll, sogar im Magenabschnitt. Im Mitteldarm zeigt sich zuerst an der dorsalen Fläche ein einfaches Epithel, während die ventrale Fläche in ihrer Masse aus reichliche Dotterblättchen enthaltenden Zellen besteht. Der Enddarm besitzt auch in diesem Stadium bereits einschichtiges Epithel. Im Mitteldarm wird allmählich das Dottermaterial aufgebraucht. Ein Teil der Zellen geht dabei zu Grunde, ein anderer Teil wird zum Aufbau des Dünndarmepithels und seiner Drüsen verwandt. Diese Ausbildung spielt sich bei Anurenlarven in der 2. Woche des Embryonallebens ab. Sie beginnt noch im Ei und findet in den ersten 9 Tagen des freien Lebens ihren Abschluß.

Die Ausbildung der Muscularis sowie des bindegewebigen Teils der Darmwand wird dem Cölomepithel der Splanchnopleura zugeschrieben. Von manchen Seiten wird indessen dem Entoderm eine wichtige Rolle bei der Bildung des lymphatischen Apparates und der Milz zugesprochen (MAURER).

DE MEURON hat nachgewiesen, daß bei Amphibien der Oesophagus, nachdem er zuerst ein Lumen hatte, obliteriert und als kompaktes Rohr eine Drehung um die Längsachse durchmacht, worauf er erst sein bleibendes Lumen erhält.

Die Entwickelung der Magen- und Darmdrüsen bei Amphibien ist bekannt. Bensley giebt an, daß beim Axolotl von 9 mm Länge zuerst im Magen schlauchförmige Sprossen als Drüsenanlagen auftreten. Im oberen Teil des Magens sollen sie flaschenförmig, im unteren (Pylorus-) Teil einfach gestreckt-schlauchförmig sein. Zwischen beiden Regionen findet Bensley Uebergangsformen der Drüsen. Bei etwas älteren Larven, von 14 mm Länge unterscheidet Bensley 4 Regionen: an der Cardia eine Zone frei von Drüsen, das Epithel trägt hier Flimmerzellen. Darauf folgt eine zweite Region mit flaschenförmigen Drüsen: auch hier besteht in der freien Oberfläche der Magenschleimhaut Flimmerepithel. In der dritten Region bestehen flaschen- und einfach schlauchförmige Drüsen mit mucinogenem Epithel, darauf folgt als vierte Abschnitt ein noch drüsenloser Pylorusteil. In diesem Abschnitt haben sich erst bei 6,5 cm langen Larven die Pylorusdrüsen als Epithelsprossen ausgebildet. Die flaschenförmigen und schlauchförmigen Drüsen der davor gelegenen Abschnitte sind alle zu zahlreichen kurzen sekundären Schläuchen ausgewachsen.

Auch im Dünndarm der Urodelen bilden sich durch Sprossen Lieberkühn'sche Drüsen aus.

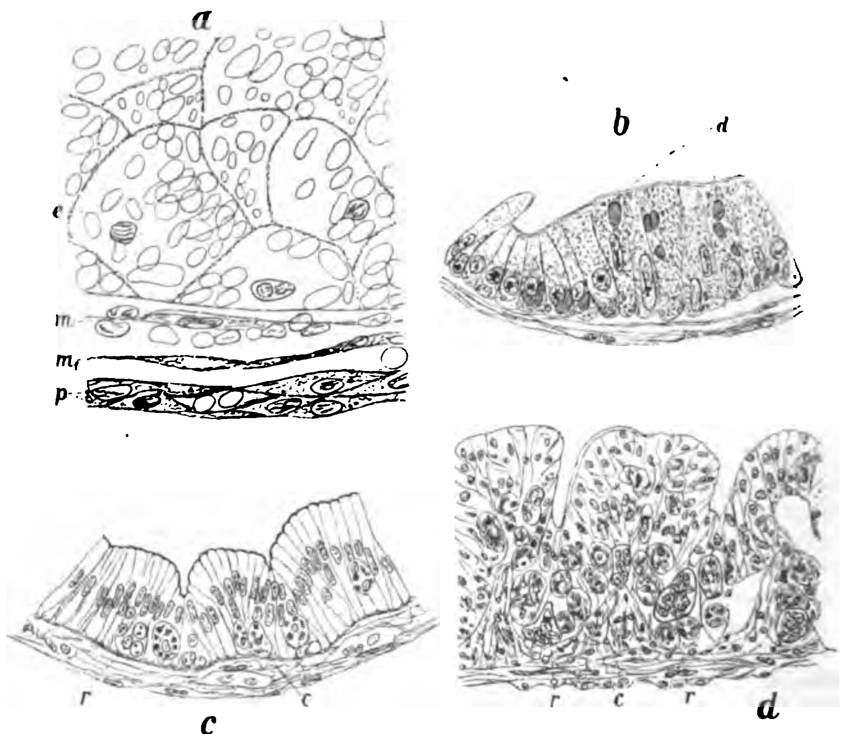


Fig. 118 a—d. Querschnitte der Darmwand von Alytes. a Junge Larve vor Bildung der Darmspirale. b Aeltere Larve, vor Beendigung der Dotterresorption. c Vor Beginn der Metamorphose. d Beginn der Darmverkürzung. *e* dotterreiche Entodermzellen. *m* innere Ringmuskulatur und Bindegewebe. m_1 äußere Längsmuskulatur. *p* Peritoneum. *d* Dotterplättchen. *r* Riesenzellen. *c* Rundzellenepithel. (Nach Reuter.)

Diese Drüsenbildungen der Schleimhaut entstehen erst zu einer Zeit, wo die Muskulatur des Magens und Darmes sich bereits ausgebildet hat. Die Drüsenanlagen entwickeln sich bei Amphibien als die ersten Differenzierungen des Epithels, d. h. bevor Faltenbildungen zur Anlage kommen.

Die histologischen Vorgänge bei der Entwickelung des Anurendarms wurden neuerdings von RATNER und REUTER geschildert.

Zunächst ist an die Angaben von GÖTTE zu erinnern, wonach bei Bombinator das Darmepithel im Bereich des dottereichen Mitteldarms nicht aus den Dotterzellen gebildet wird. Von seiten der dorsal gelegenen dotterarmen Entodermzellen, die in der dorsalen Hälfte des Embryo eine einfache Epithellage darstellen, wird die ventrale dotterreiche Zellenmasse umwachsen und eingeschlossen. Es besteht also hier auch gleichsam eine Darmrinne an der dorsalen Fläche des Dottersacks, und von dieser aus entsteht, indem sie ventralwärts auswächst, das Darmrohr.

Im Gegensatz dazu giebt REUTER an, daß die Dotterzellen der ventralen Entodermhälfte allerdings am Aufbau der Darmwand teilnehmen. Bei Alyteslarven besteht das Darmepithel aus den Dotterzellen in mehrfacher Schicht (Fig. 118 a). Unter fortschreitender Resorption des Dotters werden bald zwei Zellformen unterscheidbar: Cylinderzellen und Rundzellen (Fig. 118 b u. c).

Die Muskulatur des Darmes entsteht aus den mesodermalen Elementen zwischen Serosaepithel und Darmentoderm. Die äußere Längs- und innere Ringmuskelschicht treten sehr frühzeitig auf, werden aber durch das vorherrschende Wachstum des Entodermrohrs so auseinandergedrängt, daß sie in dem langen Kaulquappendarm keine geschlossene Schicht mehr bilden. Ebenso ist das Bindegewebe des Larvendarms ungemein spärlich und zart.

Ehe die Reduktion der Darmspirale zu Beginn der Metamorphose eintritt, stellt das Darmepithel eine hohe Cylinderzellenschicht dar, zwischen deren Basis Rundzellen liegen. Außerdem beginnt aber auch schon die Bildung von Riesenzellen, die später eine sehr wichtige Bedeutung erlangen (Fig. 118 c u. d).

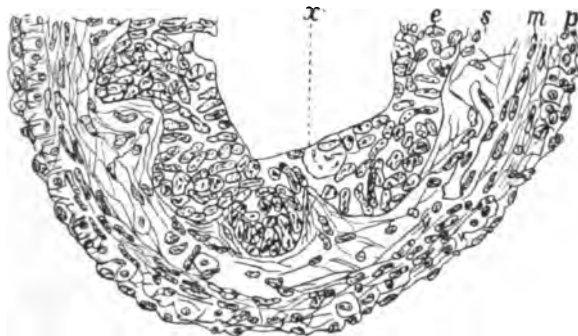


Fig. 119. Darmwandung von Alytes unmittelbar nach der Verkürzung. Bei *x* Rundzelle in Ausstoßung. *e* Epithelkeimlager. *s* Submucosa. *m* Muscularis. *p* Splanchnopleura.

Die Verkürzung, die unter Aufrollung der Spirale in der früher geschilderten Weise während der Metamorphose erfolgt, ist nach RATNER durch ein Zusammenschieben der Muskelzellen und eine Faltenbildung des Epithels veranlaßt unter mächtiger Verdickung des Bindegewebes. Nach REUTER ist die Verkürzung veranlaßt durch eine von oben nach unten stattfindende Kontraktion der Muscularis,

unter deren Einfluß auch die weiteren komplizierten Umbildungen am Epithel erfolgen. Die Riesenzellen, welche zwischen den Basen der hohen Cylinderzellen am Ende der Larvenperiode auftreten, vermehren sich und bilden die Grundlage des späteren Schleimhautepithels (Fig. 119). Die Rund- und Cylinderzellen des Larvendarmepithels werden abgestoßen. Dadurch gelangen die in der Tiefe liegenden Riesenzellen an die Oberfläche und machen sehr komplizierte Veränderungen durch. Sie rücken dicht zusammen, und die Kerne in jeder einzelnen stellen sich radiär. Indem sich im Centrum einer jeden eine Flüssigkeitsvakuole bildet, werden die Riesenzellen zu Bläschen, die dann ins Darmlumen sich eröffnen. Die Ränder der benachbarten Cysten verwachsen miteinander, und auf diese Weise entsteht das geschlossene Epithel. Im caudalen Darmabschnitt glättet

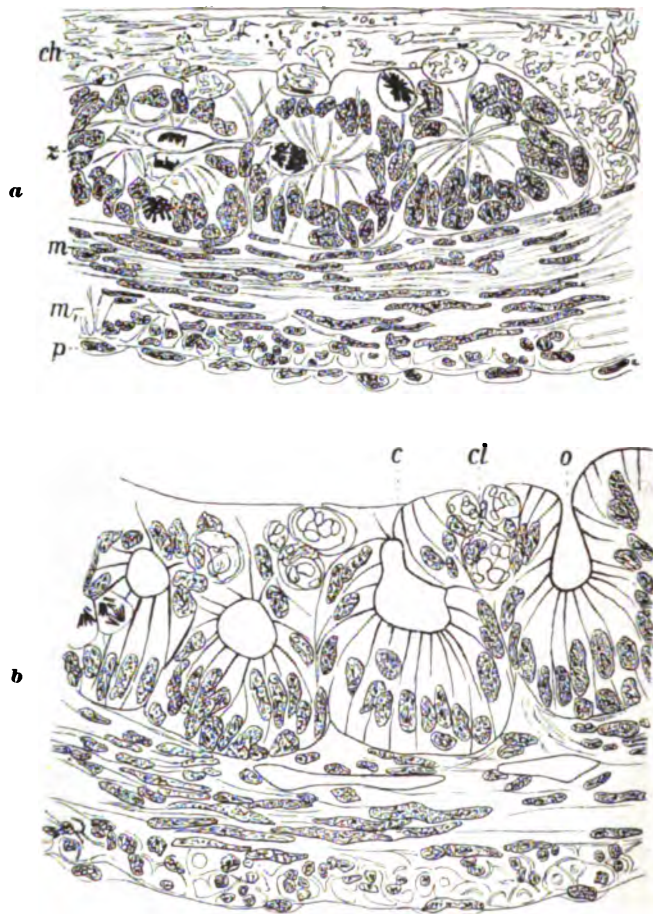


Fig. 120. Differenzierung der Riesenzellen der Darmwand von Alytes während und nach der Metamorphose: a Ordnung der Kerne in den Riesenzellen und Bildung von Zellgrenzen (*r*). *ch* Darminhalt. *mm* Muscularis. *p* Splanchnopleura. b Cystenbildung aus Riesenzellen (*c*) und Eröffnung derselben (*o*). *cl* Rundzellen in Ausstoßung. (Nach Reuter.)

sich das Epithel, während es im oberen Teil bleibende Falten bildet, dadurch dass Bindegewebe unter die Cystenränder eindringt (Fig. 120a u. b). Als Vorbereitung zu diesen Umbildungen nimmt REUTER eine Hemmung der Resorption und Sekretion an, die sich bei Larven vor der Metamorphose in reichlichem Auftreten von stark gefüllten Rundzellen und im Schlwinden der Becherzellen zeigen soll.

Bei der Beurteilung dieses ganzen Vorgangs der Darmverkürzung zur Zeit der Metamorphose hat man daran zu denken, daß während dieser Entwickelungsperiode, die einige Tage währt, keine Nahrung aufgenommen wird. Es ist dies schon bedingt durch die Umbildungen im Bereich der Mund- und Kiemenhöhle bei Anuren, worauf von MAURER hingewiesen wurde. In dieser Zeit wird wohl alle im Darmkanal befindliche Nahrung resorbiert, auch schließlich die zu Grunde gehenden abgestorbenen Epithelzellen, sowie die im bleibenden Epithel enthaltene Flüssigkeit. Auch die Lymphbahnen des Darmes leeren sich, und wenn nun noch eine Kontraktion der Muscularis hinzukommt, so erklärt sich daraus die Dickenzunahme der Muscularis, sowie des submucösen Bindegewebes und ebenso die Aenderungen am Epithel der Schleimhaut (Fig. 121).

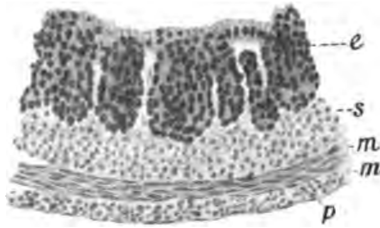


Fig. 121. Querschnitt der Magenwandung einer Rana temporaria in Metamorphose, nach Verkürzung des Darmes. *e* Epithel mit Drüsen. *s* Submucosa. *m'* *m* Muscularis. *p* Serosa. (Nach RATNER.)

Die histologische Differenzierung der Darmwandung bei Reptilien ist in neuester Zeit von GIANNELLI bei Seps chalcides geschildert worden: danach schreitet die Entwickelung von der Speiseröhre abwärts gleichmäßig fort. Von Muskelschichten kommt zuerst die Ringzellenschicht zur Ausbildung, ihr folgt die Längszellenschicht. Auch die Submucosa und Mucosa differenziert sich zuerst in der Speiseröhre und im Magen, dann im Mittel- und zuletzt im Enddarm. Die Entwickelung der Schleimhaut spielt sich in der Weise ab, daß zuerst Längsfalten durch Vermehrung der Epithelzellen allein entstehen. Sekundär dringt dann Bindegewebe von der Basis her in die Epithelfalten ein. Dies beginnt im Oesophagus und Mitteldarm. Im Magen tritt ebenfalls zuerst Zellvermehrung am Epithel auf. Unter Eindringen von Bindegewebsleisten entstehen dann die Magengrübchen. Von deren Grund aus sprossen die Magendrüsen, zunächst als solide Knospen. In diesen entsteht später ein Lumen, und alsdann sprossen sie zu sekundären Schläuchen aus.

Im Vogeldarm findet die Entwickelung der Zotten zuerst statt und zwar giebt das Bindegewebe der Schleimhaut den Anstoß, indem es zapfenförmige Fortsätze treibt, die das Epithel vor sich herschieben. Gleichzeitig damit beginnen epitheliale Sprossen zwischen den Erhebungen der Zotten in die Tiefe zu rücken und stellen die Anlagen der LIEBERKÜHN'schen Krypten dar (SEYFERT).

Die Entwickelung der Drüsen im Oesophagus beginnt immer nahe der Cardia und schreitet aufwärts fort (OPPEL).

Als nicht zur Ausbildung gekommene Drüsen werden die lymphatischen Follikel betrachtet, welche bei manchen Vögeln (Ente) in der

Wandung des Oesophagus zur Ausbildung kommen. Auch im Vogeldarm kommt es durch Epithelwucherungen zu vorübergehendem Verschluß des Lumens, sowohl im Bereich des Oesophagus (de Meuron) als im Rectum (Minot). Das Rectum wird am 6. oder 7. Tage abgeschlossen, kurz bevor die Bursa Fabricii sich anlegt. Eine Kommunikation zwischen Wolff'schen Gängen und Allantoisblase bleibt dabei erhalten. Solch vorübergehende Obliteration des Darmlumens finden wir auch an andern Darmstellen. Bei Säugetieren ist darauf einzugehen.

Die Histogenese des Darmrohrs bei Säugetieren und dem Menschen ist viel genauer erforscht worden als bei niederen Wirbeltieren. Der embryonale Darm besitzt auch hier eine glatte entodermale Epithelschicht. und in dem umgebenden Bindegewebe tritt zuerst die Ringmuskellage auf, wie es auch bei Reptilien bekannt geworden ist.

Die histologische Entwickelung der Darmwandung erfolgt nicht im ganzen Darmkanal gleichzeitig, ebensowenig tritt sie bei den Embryonen der gleichen Art zur gleichen Zeit ein, es bestehen individuelle Schwankungen. Den früheren Angaben von Barth und Brand entsprechen die Angaben Kölliker's. Die Entwickelung der Wandung des Magens erfolgt früher als die des übrigen Darmes. An die Differenzierung der Magenwand schließt sich diejenige des Duodenum, dann folgt das Rectum, während Jejunum und Ileum langsamer folgen.

Nach Barth, dessen Angaben Brand bestätigte, entstehen im Magen und im Dickdarm zuerst Wucherungen der Schleimhaut, des Bindegewebes und des Epithels. Diese führen zur Bildung vergänglicher Zotten, wie sie im Dünndarm bleibend gebildet werden. Die Zotten verwachsen mit ihren Basen, und dadurch entstehen Krypten, in deren Tiefe eine hohle Ausbuchtung des Epithels als Drüsenanlage sich bildet. Die Verwachsung der Zotten schreitet zu deren Spitze fort, und so wird die Bildung der Magengrübchen verständlich, ebenso die glatte Oberfläche der Dickdarmschleimhaut. Auch im Dünndarm ist es ähnlich. Die Verwachsuug schreitet nicht bis zur Zottenspitze fort, und zwischen den Zotten entstehen die Drüsen als Hohlsprossen des Epithels.

Nach Patzelt bildet sich die erste Anlage von Zotten und Drüsen nur vom Epithel aus, das Bindegewebe nimmt erst sekundär teil. Es bilden sich kleine Höckerchen durch lokale Ausbildung sehr hoher Epithelzellen (Zottenanlagen); zwischen diesen findet man Nester von kurzen breiten Epithelzellen mit grundständigen Kernen (Drüsenanlagen). Nun erheben sich bindegewebige Höcker und Fältchen. Erstere dringen in die Zottenanlagen, letztere umgeben die Drüsen, die also nicht durch Epithelsprossen, sondern durch Erhebung des Bindegewebes entstehen. Nach den neuesten Untersuchungen von Voigt geht die Ausbildung der Schleimhaut beim Schwein von Epithel und Bindegewebe gemeinsam aus. Es kommt zuerst zur Zerklüftung der Schleimhaut, so daß die innere Oberfläche in zahlreiche sehr unregelmäßige Felder geteilt wird, die durch Furchen abgegrenzt werden. Unter Fortschreiten dieses Prozesses und Vermehrung der Furchen werden die Felder immer kleiner. An der auf diese Weise gewucherten Schleimhaut entwickeln sich dann sowohl Zotten, wie Drüsen. Jene kleinen Felder hat man als Zottenbasen bezeichnet, da auf ihnen nunmehr kleine Erhebungen der Schleimhaut entstehen, welche weiter wachsend die Zottenanlagen darstellen. Etwas später entstehen am Grunde jener

Furchen zwischen den Zottenbasen epitheliale Hohlsprossen. welche in die Tiefe wachsen, die Anlagen der LIEBERKÜHN'schen Krypten. Eine frühere Auffassung ließ die Krypten durch teilweise Verwachsung der Zottenbasen zustande kommen, während nach den Befunden von VOIGT das Schicksal der Zottenbasen ein anderes ist. Unter dem Gesamtwachstum des Darmrohrs flachen sie sich ab, und es sprossen überall aus ihrer Tiefe neue, sekundäre Zotten aus. Die frühere Auffassung der Verklebung der Zottenbasen zur Bildung der LIEBERKÜHN'schen Krypten hat auch heute noch Anhänger. Sie ging von der früher angeführten Auffassung EDINGER's über die Bildung der Darmdrüsen aus. Wenn aber auch die embryonale Entwickelung der Drüsen in der hier geschilderten Weise verläuft, so sind doch diese Thatsachen der Ontogenese nicht ein hinreichender Grund, um die stammesgeschichtliche Ausbildung des Darmdrüsenapparates nicht doch im EDINGER'schen Sinne aufzufassen. Ich weise nur auf den eigentümlichen vorbereitenden Wucherungsprozeß der Schleimhaut hin, welcher der Zotten- und Drüsenbildung vorausgeht.

Wie ich oben angab, bilden sich embryonal im Darmkanal auch an Strecken, wo Zotten später fehlen, vorübergehend solche aus. So wissen wir durch KÖLLIKER und BRAND, daß im Dickdarm embryonal lange Zotten als Fortsätze der Schleimhaut entstehen. Durch Verwachsung ihrer Ränder entstehen Krypten, und die freie Darmoberfläche wird glatt. Dadurch wird die Drüsennatur dieser Krypten in Frage gestellt, die nur durch eine Modifikation der Schleimhaut entstanden, nicht durch Sprossung bedingt sind. Die Auffassung von BIZZOZERO erhält hierdurch eine Stütze. Doch darf man diese Verhältnisse nicht ohne weiteres auf den Dünndarm übertragen. SCHIRMAN findet im Dickdarm des Meerschweinchens die erste Anlage der Zotten schon dadurch rudimentär, daß sie nur durch das Epithel gebildet werden. Nur auf eine ganz kurze Strecke, etwa $^1/_5$ der Länge, dringt von der Basis aus Bindegewebe in die Achse der Zotte ein. Bei der Weiterbildung bleibt nach SCHIRMAN nur dies basale Fünftel erhalten und bildet die Krypten aus, während der größere Teil der Zottenanlagen durch Zerfall eine Rückbildung erfährt. Bei anderen Säugetieren findet dieser letztere Vorgang nicht statt. SEYFERT hat die Vorgänge im Blinddarm des Kaninchens geschildert. Beim 3 Wochen alten Embryo bestehen schon Erhebungen der Schleimhaut: Epithelhöckerchen, in welche bereits kleine Zapfen von Bindegewebselementen einragen. Unter weiterem Wachstum der Zotten und Verwachsungsvorgängen bilden sich Nebenräume, die sich allmählich verengern. Dies findet nach der 4. Woche statt. In den oberen Abschnitten der Zotten entstehen in Form seitlicher Sprossen des Epithels die Anlagen der Drüsenschläuche.

Am Uebergang vom Magen zum Dünndarm, im Duodenum, kommt vorübergehend ein Verschluß des Lumens durch Verklebung des wuchernden Darmepithels zustande. In neuester Zeit wurde dies von TANDLER und FILIMOWSKI bei Kaninchen, Ratte, Hund und Mensch beobachtet.

Beim Menschen beginnt die Verengerung am 30. Tage und nimmt bis zum 45. Tage zu. Erst am 60. Tage ist unter allmählicher Reduktion des gewucherten Epithels die normale Weite des Lumens wieder hergestellt. Dasselbe findet man in dem entsprechenden Stadium bei der Ratte und dem Meerschweinchen. Die genaueren Vorgänge schilderte

Filimowski beim Hund: Bei einem Embryo von 19 mm Länge treten am Uebergang vom Magen ins Duodenum starke Vermehrungsvorgänge am auskleidenden Epithel auf. Sie ragen ins Lumen ein, bilden eine mehrschichtige Zellenmasse, die das Lumen verengert. Zuerst ist das Epithel ganz kompakt. Dann rücken die Zellen auseinander, teils infolge des Gesamtwachstums des Darmrohrs, teils durch Verflüssigung der Zellen. Dadurch entstehen freie Räume zwischen den Zellen. Letztere bilden netzförmig verbundene Stränge, die das Darmlumen durchsetzen und komplizieren. Diese Stränge, die ausschließlich vom Epithel, ohne jede Beteiligung des unterliegenden Bindegewebes gebildet werden, schwinden allmählich, und es entsteht wieder ein einheitliches Darmlumen. Ein Ausbleiben des normalen Vorganges kann zu Stenose oder Atresie des Duodenum führen (Tandler).

Eine für Säugetiere charakteristische Drüsenform sind die Brunnerschen Drüsen des Duodenum, die Oppel als stärker ausgebildete und in den Darm sekundär fortgesetzte Pylorusdrüsen des Magens deutet. Sie entstehen in Form sich verästelnder Epithelsprossen und erreichen bei Säugetieren eine sehr verschiedene Ausdehnung: während sie bei Monotremen und Marsupialiern sich nur wenige Millimeter über den Pylorus hinaus fortsetzen, sind sie beim Pferd bis zu 7—8 m ausgedehnt. Dazwischen bestehen alle Uebergänge.

Eine rein histologische Frage betrifft die Bildung der Schleimzellen in der Darmschleimhaut. Daß bei ganz jungen Embryonen die Zellen des Entoderms noch indifferent sind, wird niemand bestreiten. Wenn aber Schleim- und Epithelzellen sich differenziert haben, so fragt es sich, ob dieselben von da an ganz getrennt bleiben, oder ob Schleimzellen auch später aus Epithelzellen sich bilden. Bizzozero und Sacerdotti nehmen an, daß Schleimzellen nicht aus Epithelzellen sich bilden, sondern durch Mitose sich vermehren. Das wird neuerdings von Ascoli bestätigt. Andererseits nehmen Schmidt und Oppel an, daß Schleimzellen sich nicht mitotisch teilen können, sondern stets aus Epithelzellen hervorgehen.

Zusammenfassend hebe ich nochmals hervor, daß die Differenzierungsvorgänge in der Darmwand sehr komplizierter Natur sind. Von der Muscularis tritt zuerst die Ring-, dann die Längszellenschicht auf, zuletzt die Muscularis mucosae. Die Elemente faßt man allgemein als hervorgehend aus mesodermalen Zellen auf, die in gewissen Entwickelungsstadien Spindelform annehmen und die kontraktile Substanz im Zellkörper differenzieren. Bei der Entwickelung der Schleimhaut beginnt zuerst die Ausbildung der Zotten, daran schließt sich die Entwickelung der Drüsen. Vollkommene Klarheit über die Details dieser Vorgänge besteht noch nicht. Besonders sind die Vorgänge der Verwachsung der Zotten noch genauer zu erforschen. Die Entwickelung der Drüsen zeigt jedenfalls, daß sie ontogenetisch in Form von Epithelsprossen auftreten, so daß die Auffassung Bizzozero's, sie seien nur Regenerationsherde für das Epithel der freien Schleimhaut fallen zu lassen ist, sie bilden vielmehr thatsächlich secernierende Drüsen. Die Auffassung Edinger's über die phylogenetische Ausbildung der Darmdrüsen halte ich durch die seither bekannt gewordenen Thatsachen der Ontogenie nicht für widerlegt, auch hier spielt die Cänogenese jedenfalls eine wichtige Rolle.

Die lymphatischen Apparate der Darmschleimhaut.

Die lymphatischen Elemente, welche in der Darmschleimhaut allenthalben vorkommen, werden hinsichtlich ihrer Genese verschieden aufgefaßt. Bei Petromyzonten besteht eine Lymphscheide, die das ganze Epithelrohr des Darmes umgiebt. Daß diese Bildung zugleich eine lange Spiralfalte im Darmrohr in sich schließt, wurde schon bei der Besprechung der allgemeinen Entwickelung des Darmrohrs hervorgehoben. Zugleich ergab sich aus der Schilderung RABL's, daß das lymphatische Gewebe, welches in der Spiralfalte des Selachierdarms sich findet, aus dem Epithel der Splanchnopleura hervorgeht, somit mesodermaler Herkunft ist. In derselben Weise ist die Entwickelung der lymphatischen Darmscheide der Cyclostomen bis jetzt vom Mesoderm abzuleiten, indem Zellen aus dem epithelialen Verband der Splanchnopleura unter reichlicher Vermehrung sich ablösen. Ich selbst habe bei anuren Amphibien geschildert und abgebildet, daß das entodermale Epithel der Darmschleimhaut Zellen austreten läßt in das unterliegende Bindegewebe. Diese Elemente gelangen in die Umgebung der Darmgefäße, in deren Scheiden angeordnet, sie die Grundlage des lymphatischen Apparates darstellen sollen, insofern sie die zuerst gebildeten Lymphzellen einer Kaulquappe sind. Ich habe hier nicht die Entwickelung des lymphatischen Apparates zu schildern, was von anderer Seite geschehen wird, ich wollte nur auf die beiden Auffassungen hinweisen, die hinsichtlich der Ausbildung derjenige lymphatischen Apparate bestehen, die im Darmkanal der Säugetiere zur Ausbildung kommen. Für diese finden wir in den hier angedeuteteu Formen die Grundlage. Nach der einen Auffassung sind die lymphatischen Apparate mesodermaler Herkunft, nach der anderen Auffassung bilden sie sich aus dem Entoderm. Hinsichtlich der Genese der Follikel der Darmwand der Säugetiere, mögen sie als solitäre Follikel im ganzen Darm verbreitet auftreten oder konglobiert erscheinen, wie in den Tonsillen und den Agmina Peyeri, stehen sich die beiden oben präcisierten Anschauungen ebenfalls gegenüber. Sie sind vertreten durch STÖHR und RETTERER. In Deutschland ist bis jetzt die Anschauung STÖHR's von den meisten Fachgenossen als richtig anerkannt, wonach das entodermale Epithel keinen Anteil nimmt an der Bildung lymphatischer Organe. Diese stammen vielmehr aus subepithelialen Elementen, somit mesodermalen Zellen ab. STÖHR hat diese seine Ansicht durch eine Reihe sorgfältiger Arbeiten begründet. Auf der anderen Seite hat RETTERER die Entwickelung der lymphatischen Organe der Darmwand bei Säugetieren aus dem entodermalen Darmepithel geschildert. Es ist ungemein schwer, aus den Schnittbildern die entwickelungsgeschichtlichen Vorgänge zu deuten. Wenn STÖHR die Deutungen RETTERER's als durch Schrägschnitte veranlaßte Trugschlüsse auffaßt, so ist doch die ganze Frage durchaus noch nicht als gelöst zu betrachten, vielmehr ist gerade hier der Zukunft noch vieles vorbehalten.

Die Entwickelung der Tonsillen geht nach STÖHR von dem subepithelialen Gewebe aus. HIS fand zuerst die Anlage der Tonsille als eine Bucht zwischen dem 2. und 3. Schlundbogenwulst, die von Schleimhaut ausgekleidet ist. An Stelle der Tonsille entsteht zuerst eine leichte epitheliale Einsenkung, welcher aber keinerlei produktive Thätigkeit des Epithels zu Grunde liegt oder folgt. Subepithelial

treten Leukocyten auf, die größtenteils aus den Blutgefäßen stammen. Sie nehmen allmählich an Masse zu, formieren aber erst nach der Geburt Follikel. Sehr frühzeitig treten die Leukocyten insofern zum Epithel in Beziehung, als sie dasselbe durchwandern. Retterer faßt die Entwickelung ganz anders auf. Er untersuchte die Entwickelung der menschlichen Tonsille, wobei nicht nur eine epitheliale Einsenkung entsteht, sondern von dieser aus auch sekundäre Sprossen ins Bindegewebe eindringen. Die Elemente dieser Epithelsprossen sollen unter Ablösung und Vermehrung ihrer Elemente die Follikel bilden (Fig. 122). Stöhr bekämpft aufs heftigste diese Auffassung Retterer's. Er führt noch an, daß die gewundenen Epithelsprossen, welche von der Epitheleinsenkung in die Tiefe wachsen, zuerst kompakt sind, dann aber unter Vermehrung und Verhornung ihrer Zellen hohl werden, indem die verhornten Zellmassen ausgestoßen werden. Stets sind diese epithelialen Teile scharf vom Bindegewebe abgegrenzt und nehmen nicht im geringsten teil an der Bildung lymphatischer Zellen. Stöhr weist das Bestehen einer epithelialen Basalmembran überall nach, so daß das Epithel gegen das Bindegewebe scharf abgegrenzt ist. Dabei ist das ganze adenoide Gewebe noch reich an sehr weiten Blutgefäßen, und die dichtesten Leukocytenhaufen liegen der Wand der Gefäße dicht an. Nach Stöhr ist dies ein Beweis, daß hier noch viele Leukocyten aus den Blutgefäßen austreten. Die Rundzellen bilden in der menschlichen Tonsille erst beim 3 Monate alten Kinde geschlossene Follikel mit Keimcentren, doch zeigt sich schon beim Foetus ein Einwandern der Lymphzellen ins Epithel, was aber nie so stark wird, daß dadurch die Epithelgrenze verwischt würde. Die weitere Ausbildung der Tonsille verläuft sehr langsam, so daß sie auch beim 10 Monate alten Kinde noch nicht vollendet ist.

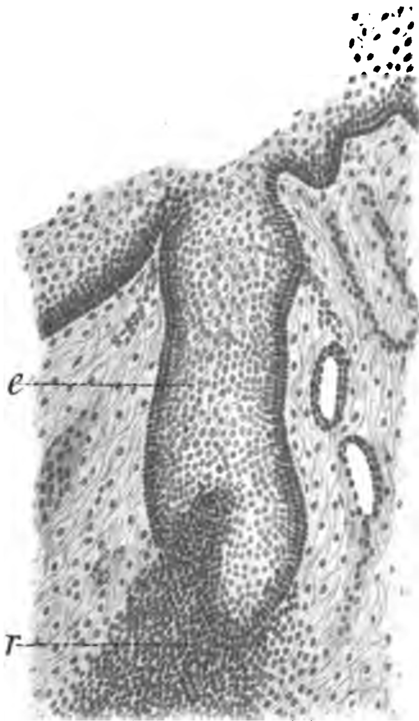


Fig. 122. Senkrechter Schnitt der Tonsillenanlage von einem Rindsfoetus von 80 cm Länge (nach Retterer). *e* Epithelzapfen. *r* aus diesen austretende Rundzellen.

Retterer hat aber bis in die neueste Zeit seinen Standpunkt festgehalten, zahlreiche Arbeiten darüber veröffentlicht und eine große Zahl Säugetiere der verschiedensten Klassen untersucht (Kaninchen, Meerschweinchen, Rind, Pferd).

Retterer legt besonderen Wert auf das Verhalten der basalen Epithelzellen, die besonders auch an den Enden der Epithelsprossen der Tonsille rundliche Elemente darstellen sollen. Hier nimmt Rette-

RER eine Ausströmung von Epithelzellen ins unterliegende Bindegewebe an, eine abgrenzende Basalmembran leugnet er. Von anderen Forschern schließen sich viele der Ansicht STÖHR's, andere der RETTERER'schen Auffassung an.

Mit STÖHR nehmen die mesodermale Herkunft an: KÖLLIKER, v. EBNER, GULLAND (Schwein, Schaf, Kaninchen, Schwein); die lymphatischen Zellen sollen aus den Capillaren austreten.

Lymphknötchen der Darmwand und Agmina Peyeri. Die Entwickelung der Agmina Peyeri wurde zuerst von STÖHR genauer bei der Katze studiert. Bei neugeborenen Tieren fand STÖHR die ersten Stadien am unteren Ende des Ileum. Hier findet man einen nicht scharf begrenzten Haufen rundlicher Zellen in der Submucosa unter den LIEBERKÜHN'schen Krypten, der bis in die obersten Schichten der Submucosa hinreicht. Von dieser Zellenmasse erstrecken sich Fortsätze in Schleimhauterhebungen, welche als modifizierte Zotten erscheinen. Sie sind von geringerer Größe als die benachbarten Darmzotten und ihr Epithelüberzug erscheint verschieden, in-

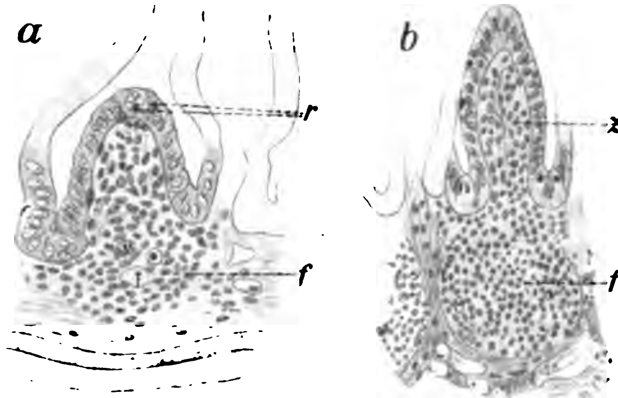


Fig. 123. Erste Entwickelung der Darmfollikel nach STÖHR. Senkrechter Schnitt der Wandung des Coecum vom Kaninchen. a 2½ Tage, b 5 Tage nach der Geburt. *f* Follikelanlage subepithelial. *r* ins Epithel eingedrungene Rundzellen. *z* Zotte mit Rundzellen infiltriert.

dem er hier nur aus Cylinderzellen dargestellt ist, während Becherzellen fast ganz fehlen. Solche finden sich im Epithel der Darmzotten dagegen in großer Zahl. Hervorzuheben ist, daß schon in diesem ersten Entwickelungsstadium solche Rundzellen auch zwischen den Epithelzellen der genannten modifizierten Zotten nachweisbar sind. Nach STÖHR sind sie durch die lebhafte Färbung ihrer Kerne scharf von den mit hellen Kernen versehenen Epithelzellen zu unterscheiden. STÖHR leitet die ersten Rundzellen aus Elementen der Tunica propria ab, die sich durch Teilung reichlich vermehren. Ihre Beziehung zum Epithel erwerben sie erst sekundär. Die Ableitung von Epithelzellen sieht STÖHR als unhaltbar an, weil alle Teilungen in Ebenen erfolgen, die parallel zur Längsachse stehen. (Fig. 123 zeigt diese Vorgänge aus dem Coecum des Kaninchens.)

In wenigen Tagen haben sich die Zellen in der Submucosa so vermehrt, daß ein in der Tiefe abgegrenztes Knötchen gebildet ist, das gegen die Oberfläche der Schleimhaut zu allmählich in das Gewebe der modifizierten Zotte übergeht. An den Zellen des Knötchens sind reichliche Mitosen, dagegen findet man noch sehr wenige Leukocyten im überziehenden Epithel. Dann entwickelt sich weiterhin der in der Submucosa gelegene Teil der ganzen Anlage zum Knötchenkörper aus. Die Ausbildung erfolgt rasch, so daß man bei 6 Wochen alten Katzen die Knötchenkörper schon ebenso groß findet wie beim erwachsenen Tier.

Retterer untersuchte die Entwickelung der Peyer'schen Plaques bei vielen Säugetieren: Kaninchen, Meerschweinchen, Wiederkäuern, Raubtieren, und kommt zu dem Schlusse, daß auch bei ihrer Bildung das Dünndarmepithel die wesentliche Rolle spielt. Ihm schließen sich an: Davidoff (Meerschweinchen), Rüdinger (Wurmfortsatz des Menschen, in welchem Lieberkühn'sche Krypten schwinden sollen und Follikel ausbilden), Klaatsch, welcher bei Echidna ein Eindringen von verästelten Drüsen in die Follikelmassen beschrieb und eine Beteiligung derselben an der Bildung von adenoidem Gewebe für nicht unwahrscheinlich hält. Auch Testut und Debierre schließen sich der Ansicht Retterer's an. Mme. Naville leitet beim Hund die Follikel ebenfalls vom Darmepithel ab. Andere behandeln die Frage der Herkunft der Follikel als offene Frage, wie Prenant und Poirier.

Für die mesodermale Herkunft der Peyer'schen Plaques und solitären Darmfollikel sprechen sich nach eigenen Untersuchungen aus: Flesch und Rubeli, Zawarykin, Tomaskin, Czermak und Küchenmeister.

4. Leber und Pankreas.

Die Anlage der Leber und des Pankreas treten bei sämtlichen Wirbeltieren an der Grenze zwischen Vorder- nnd Mitteldarm auf. Wir sind jetzt über diese Vorgänge genau informiert durch eine große Anzahl von Arbeiten auf diesem Gebiet in den letzten Jahren.

a) Die erste Anlage der Leber.

Bei Amphioxus entsteht eine kurze Strecke hinter dem Kiemendarm ein Divertikel der ventralen Darmwand, das schon früher als Leberblindsack gedeutet wurde. Seine Entwickelung ist in neuerer Zeit von Hammar beobachtet worden (Fig. 124). Dies Divertikel erscheint bei Larven von 3,5 cm Länge und löst sich, rückwärts fortschreitend, vom Darmrohr ab, so daß es einen nach vorn blind endigenden Schlauch darstellt, der mit seinem hinteren Ende in den Darm mündet. Das blinde Ende erstreckt sich bis zum hinteren Ende des Kiemendarms (Fig. 124b). Eine weitere Ausbildung erfährt dies Gebilde bei Amphioxus nicht. Ein dem Pankreas vergleichbares Organ fehlt dem Amphioxus.

Für Cyclostomen sind die Angaben von Balfour, Götte, Kupffer, Brachet maßgebend. Die erste Anlage der Leber besteht hier in Form eines unpaaren, median gelegenen Divertikels, welches an der ventralen Darmwand am oben angeführten Punkte

entsteht (Fig. 134e). Es bilden sich von diesem Divertikel sekundäre Sprossen aus, welche, weiter wachsend, eine tubulöse Drüse (Fig. 125 und 126) formieren. Die Mündungsstelle des Organs. welche zuerst in der ventralen Darmwand liegt, ändert sich, insofern sie um die rechte Cirkumferenz des Darmrohrs herumrückend, bis zur dorsalen Cirkumferenz sich verlagern kann (BRACHET).

Nach GÖTTE setzt sich die unpaare Leberbucht durch einen verdünnten Leberstiel (den späteren Ausführgang) von der ventralen Darmwand ab. Diese Leberbucht treibt Sprossen, wie oben erwähnt, und eine solche der rechten Seite erscheint blasenförmig und wird zur Gallenblase.

Nach KUPFFER läßt dagegen die primäre Leberbucht 3 Abschnitte von vornherein unterscheiden: einen medianen, die spätere Gallenblase, und zwei seitliche, die zu den Leberlappen aussprossen. Eine Verlagerung der ventralen Mündung auf die dorsale Darmfläche durch

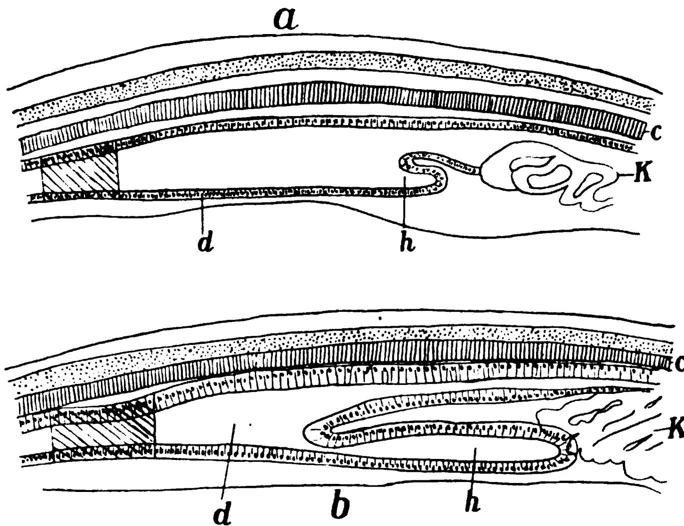


Fig. 124. Sagittaler Längsschnitt von Amphioxus (Rumpfmitte). a Larve von 3,5 mm, b solche von 4,5 mm Länge, nach HAMMAR. *h* Leberblindsack. *d* Mitteldarm. c Chorda. *K* letzte Kiemenspalten.

Wanderung um die rechte Cirkumferenz, erkennt KUPFFER nicht an. Vielmehr bildet sich dorsal eine selbständige Ausbuchtung der Darmwand, genau der Leberbucht gegenüber. Jene dorsale Sprosse teilt sich in einen rechten und linken Ast. Der linke wird zu lymphatischem Gewebe, der rechte verbindet sich ventralwärts mit der Leberanlage, und unter Obliteration des ventralen Leberstieles wird die dorsale Mündung zum einzigen Abfuhrweg der Leber. BRACHET neigt der Ansicht GÖTTE's zu. Vor allem konnte er die Wanderung der ventralen Mündung des Leberstiels dorsalwärts in verschiedenen Stadien feststellen. Die von KUPFFER angegebene dorsale Bucht fand er nicht. Auch hinsichtlich der Gallenblase stimmt er GÖTTE zu.

Bei Selachiern (Pristiurus, Scyllium, Torpedo) findet sich die erste Leberanlage in Form einer länglichen rinnenartigen Ausbuchtung

der ventralen Darmwand vom Sinus venosus des Herzschlauchs bis zum Ductus omphaloentericus (Fig. 127a). Während Balfour und Hammar von vornherein 3 Abschnitte an dieser Bildung unterscheiden, einen medianen, der zur Gallenblase wird, und einen paarigen, welcher den rechten und linken Leberlappen bildet, ist nach Brachet die erste Anlage einfach. Später erst sondert sich ein cranialwärts gelegener Teil in eine rechte und linke Hälfte, die Anlage der beiden Leberlappen (Pars hepatica), während eine am Caudalende der Rinne entstehende unpaare Bucht (Pars cystica) die Anlage der Gallenblase bildet (Fig. 127b). Die gesamte Anlage schnürt sich mehr und mehr vom Darmrohr ab, so daß bald nur ein dünner Schlauch als Ductus choledochus die Kommunikation herstellt.

Diese Anlage der Leber tritt bei Selachiern viel früher auf, als die dorsale Pankreasanlage. Die Angabe von Laguesse, daß die paarigen Leberdivertikel (Pars hepatica) bei Acanthias erst kurz nach der Anlage des dorsalen Pankreas aufträten, wird von Brachet zurückgewiesen, da seine eigenen und die Befunde von Mayr dies widerlegen.

Bei Teleostiern bildet sich nach Balfour, Göppert, Stöhr und Laguesse die Leber der Forelle in Form einer kompakten Wucherung der ventralen Darmwand, zu einer Zeit, wo auch der Darm noch kein Lumen besitzt. Die Anlage liegt etwas weiter nach vorn, cranialwärts, als die später auftretende dorsale Pankreasanlage. Erst sekundär entsteht in der Leberanlage wie im Darm ein Lumen, das zuerst als unregelmäßige Spalten auftritt (Göppert). Die Leberanlage rückt etwas caudalwärts, so daß sie der dorsalen Pankreasanlage dann genau gegenüberliegt. Ferner führt der Darm eine geringe Rotationsbewegung aus, so daß die Mündungsstelle des Ausführgangs, der durch allmähliche Abschnürung, gerade wie bei Selachiern, entstanden ist, an die rechte Seite der Duodenalwand zu liegen kommt (Fig. 129).

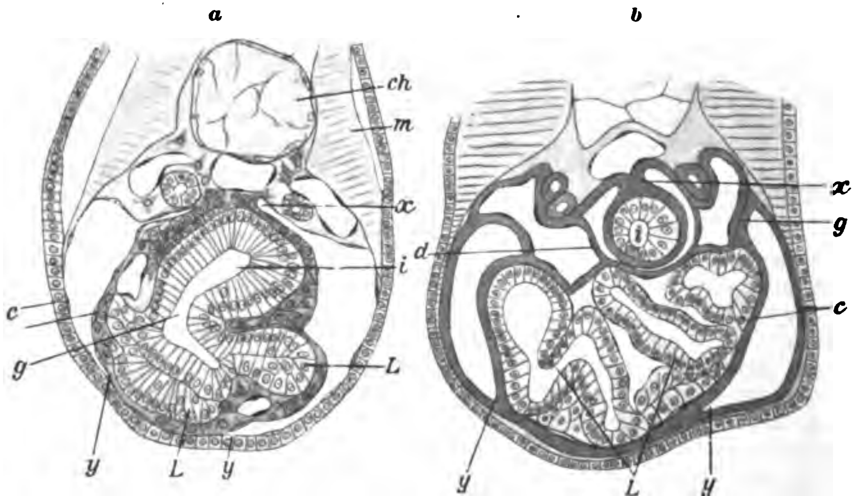


Fig. 125. Querschnitte der Lebergegend junger Larven von Petromyzon. a) P. Planeri, 3,8 mm lang (nach Brachet), b) P. fluviat., Larve gerade gestreckt (nach Götte). *i* Darm. *g* Leberstiel. *L* Leberschläuche. *c* Cölomepithel. *x* dorsales, *y* ventrales Mesenterium. *d* rechtes, *g* linkes dorsales Lebergekröse.

Unser Wissen über die Leberanlage bei Ganoiden (Fig. 128*L*) beschränkt sich auf die Angaben von BALFOUR und v. KUPFFER, der sie beim Stör zuerst als eine Reihe von Divertikeln hinter dem Magen, am Anfang des Mitteldarms erkannt hat. Ob hierin auch die ventrale Anlage des Pankreas, die KUPFFER beschrieben hat, enthalten ist, wie BRACHET angiebt, bleibe dahingestellt.

Die Leberentwickelung bei Amphibien wurde nach GÖTTE von SHORE, WEYSSE, HAMMAR untersucht. GÖTTE findet die erste Anlage als eine hohle Ausstülpung des Vorderdarms. Deren cranialer Teil schnürt sich ein, sondert sich vom Darmrohr und sproßt zu Leberschläuchen aus, während der caudale Teil zur Gallenblase wird. SHORE und WEYSSE schildern die Leberanlage beim Frosch als in inniger Beziehung zum vorderen Teil der dotterreichen Entodermzellen stehend. Hinter dem Herzschlauch verlängert sich das Darmlumen dorso-ventralwärts und senkt sich in die hier befindliche ventrale Dotterzellenmasse hinein. Diese Dotterzellen bilden sich direkt zu Leberzellen um (SHORE). WEYSSE findet als erste Umbildung dieser Dotterzellen eine reichliche Pigmentkörnchenbildung. WEYSSE macht darauf aufmerksam, daß eine Divertikelbildung mechanisch unmöglich ist. Eine beschränkte Anzahl von Dotterzellen, welche die ventrale Fläche des

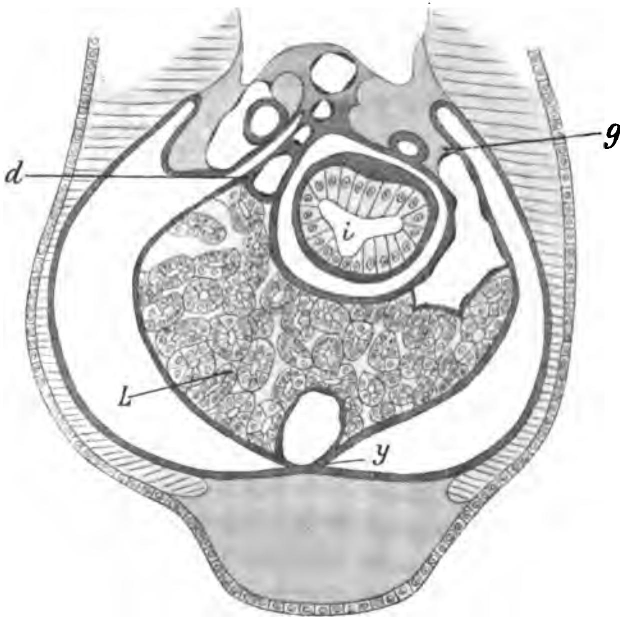


Fig. 126. Querschnitt der Lebergegend einer Larve von Petromyzon fluv., etwas älter als Fig. 125b. (Nach GÖTTE.) Bezeichnungen s. Fig. 125.

Darmrohrs unmittelbar hinter dem Herzen einnehmen, bildet direkt die Leberanlage, und diese wird von der ventralen Fläche des Darmrohrs dadurch getrennt, daß sich eine mesodermale Gewebsschicht zwischen beide Abschnitte der ventralen Dotterzellenmasse einschiebt. Aus den neuesten Angaben von HAMMAR ergiebt sich, daß man auch

bei Amphibien einen cranialen und caudalen Abschnitt der Leberanlage ähnlich wie bei Selachiern unterscheiden kann. Aus dem ersteren geht das Netz der Leberschläuche hervor, während in dem letzteren die Anlage der Gallenblase enthalten ist (BRACHET).

Auch bei Amphibien macht die Leberanlage eine geringe Rückwärtsverlagerung durch, indem ihr Ausführkanal zuerst cranio-caudal und später dagegen in caudo-cranialer Richtung verläuft.

Bei Reptilien finden wir widersprechende Angaben über die Art der ersten Leberanlage, doch sind die Angaben von BRACHET am wichtigsten, wonach die sonst als erste Anlage beschriebenen Befunde schon spätere Zustände sind.

HOFFMANN schildert die erste Anlage der Leber bei Lacerta in Form zweier Divertikel, die sich als rechtes und linkes aus der ventralen Wand der Darmanlage gerade vor dem Ductus omphalo-entericus bilden. Die beiden Divertikel sprossen zu Leberschläuchen aus. Das rechte, von vornherein voluminösere bildet in Form einer späteren blindsackartigen Ausstülpung die Anlage der Gallenblase. Die ersten Divertikel selbst werden zu Ausführgängen.

HAMMAR betrachtet die erste Anlage der Leber der Eidechse als einfache, aber offenbar an der Hand späterer Stadien. Die Mündungsstelle des Ausführgangs liegt genau an der Stelle, wo auch der Ductus omphalo-entericus zum Darm tritt.

BRACHET hat die Leberentwickelung an einer kompleten Serie von Embryonen von Lacerta muralis studiert und findet sie in Uebereinstimmung mit den Verhältnissen bei Selachiern. Die erste Leberanlage tritt auch bei der Eidechse als longitudinale Ausbuch-

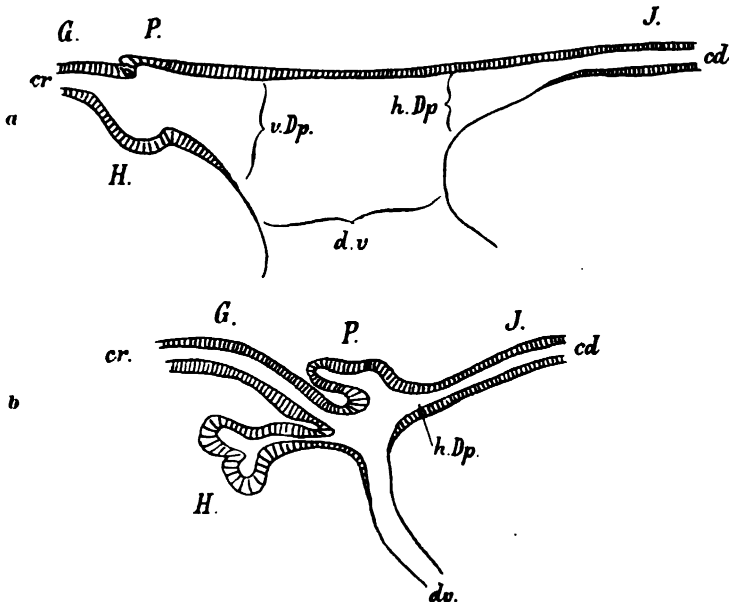


Fig. 127. Schematischer Längsschnitt durch die Mitteldarmanlage von Torpedo. a Embryo mit 50, b mit 82 Somiten. Nach MAYR. *G* Magen. *I* Enddarm. *vDp, hDp* vordere und hintere Darmpforte. *dv* Dottergang. *h* Leber. *p* Pankreasanlage. *cr* craniales, *cd* caudales Ende des Schnittes.

tung an der ventralen Fläche des Darmkanals auf und erstreckt sich vom hinteren Ende des Herzschlauchs (Sinus venosus) nach hinten bis zum Ductus omphalo-entericus. Die auf diese Weise bestehende, mit epithelialer Wandung versehene Rinne verhält sich nun in ihrem vorderen Abschnitt wesentlich anders als in ihrem hinteren (caudalen). Durch aktive Zellwucherung bilden sich aus den vorderen zwei Dritteln dieser Rinne Leberzellenschläuche. Das hintere caudale Drittel wird zur Gallenblase und Ausführgang. Man kann also, wie bei Selachiern, eine craniale Pars hepatica und eine caudale Pars cystica der ersten Leberanlage der Eidechse wohl unterscheiden. An der Pars hepatica, der Anlage der Leberschläuche tritt frühzeitig eine Sonderung in einen vorderen und hinteren Abschnitt ein, dadurch daß ein in querer Richtung verlaufender Zellenstreifen keine Leberzellen ausbildet. Durch diesen Streifen zerfällt die Leber in eine vordere (craniale) und hintere (caudale) Knospe. Die craniale Knospe, welche terminal (distal) sich teilt und weitersproßt, wird in ihrem proximalen Abschnitt zu einem Ductus hepato-entericus.

Die caudale Knospe, distal ebenfalls sich teilend und zu Leberschläuchen weitersprossend, bleibt in Verbindung mit der Gallenblase und bildet einen Ductus hepato-cysticus. Weiterhin setzt sich die Gallenblase schärfer vom Darmrohr und Duct. hepato-entericus ab und steht nur noch durch einen längeren Ductus cysticus damit in Zusammenhang. In einem kurzen Ductus choledochus münden alle Ausführwege der Leber gemeinsam in den Darm.

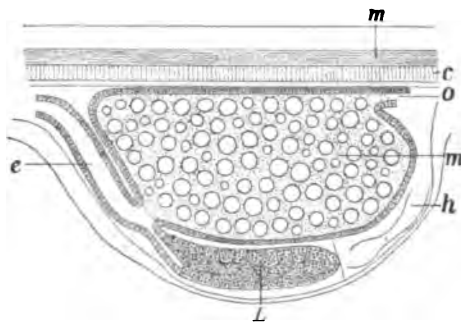


Fig. 128. Medianer Sagittalschnitt des vorderen Rumpfteils einer Acipenserlarve (nach BALFOUR). *o* Oesophagus. *m* Magen mit Dotterzellen. *L* Leber. *e* Darm. *m* Nervensystem. *c* Chorda. *h* Herzschlauch.

Die Anlage der Leber beim Vogel reiht sich nach den Arbeiten von HAMMAR und BROUHA direkt an die Verhältnisse bei Lacerta an, wenn auch die Weiterbildung kompliziertere Zustände hervorbringt (Fig. 130a u. b).

GÖTTE schilderte die Anlage der Leber beim Hühnchen als eine paarige, indem sich symmetrisch ein rechtes und linkes Divertikel aus dem Darm ausstülpen. Im Gegensatz dazu hat FELIX später hervorgehoben, daß die beiden Divertikel nicht als ein rechtes und linkes, sondern als ein craniales und ein caudales unterschieden werden müßten. Dies wurde von HAMMAR bestätigt. Nach FELIX entsteht das craniale Divertikel zuerst, und zwar am Ende des 2. Bebrütungstages. Dasselbe wächst zwischen Sinus venosus und ventraler Darmfläche, also dorsal vom Sinus venosus, cranialwärts aus. Später wächst das caudale Divertikel aus der vorderen Darmpforte hervor und dehnt sich infolge der Linksdrehung des Embryo und der dadurch bedingten Kompression der linken Körperhälfte nach der rechten Seite weiter aus. Es ist das von GÖTTE als rechtes Divertikel bezeichnete Gebilde, das längs der ventralen Fläche des Sinus venosus cranialwärts weiterwächst. Dabei schnürt es sich vom Darm mehr und mehr ab,

wächst hauptsächlich in die Breite und umfaßt als lumenlose kompakte Zellenmasse von vorn her den Sinus venosus. Der craniale Gang wächst mehr in die Länge, weniger in die Breite. Von seinem cranialen Ende gehen rechts zwei, links ein schmaler Fortsatz um den Sinus venosus herum, um sich später mit den beiden Lappen des caudalen Divertikels zu verbinden. So entsteht um den Sinus venosus herum ein schanzkorbartiges Gebilde, von vielen Löchern durchbohrt (VON BRUNN). Am Darmende des caudalen Divertikels entwickelt sich später als spindelförmige Erweiterung die Gallenblase, und damit zerfällt der aus dem caudalen Divertikel entstandene Gang in einen Ductus cystico-entericus und die Ductus hepato-cystici. Diese werden gegenüber dem aus dem cranialen Divertikel entstandenen Gang sehr eng, so daß der craniale Gang von nun an den Hauptausführgang der Leber bildet. Bei Vögeln, welchen die Gallenblase fehlt (Tauben, Papageien), erhält sich der craniale und caudale Gang in gleicher Stärke. Nach HAMMAR verhält sich die Entwickelung bei der Ente genau so, wie sie FELIX vom Hühnchen schilderte. HAMMAR hat aber nun weiter diese Verhältnisse auf die von BRACHET gewonnenen Resultate bei Selachiern und Reptilien bezogen und findet die Zustände insofern vergleichbar, als an der ganzen Leberanlage ein cranialer und caudaler Abschnitt zu unterscheiden ist, wozu bei Reptilien noch eine weitere Sonderung der cranialen Pars hepatica in ein craniales und caudales Bläschen (gouttière hépatique primitive) entstand. Das letztere tritt schon bei Reptilien in nähere Beziehung zur caudalen Pars cystica der gesamten Leberanlage. Die neueste Arbeit von BROUHA bestätigt die Auffassung von BRACHET. Demnach besteht beim Hühnchen zuerst eine einfache Leberfalte, noch ohne jedes Divertikel. Daraus bilden sich 2 Divertikel, die als Pars hepatica (cranial) und Pars cystica (caudal) unterscheidbar sind. Der Hauptunterschied der Anlage bei Vögeln gegenüber niederen Wirbeltieren besteht nach BROUHA darin, daß die Zellsprossung und Leberbälkchenbildung bei Vögeln nur zögernd beginnt und erst dann einsetzt, wenn die beiden Divertikel schon getrennt sind. Diese beiden Divertikel, in welchen GÖTTE, FELIX und HAMMAR zuerst die primitive Leberanlage erblickten, sind also thatsächlich bereits sekundäre Sprossen der einfachen medianen Leberfalte.

Bei Säugetieren (Fig. 130c, 131 u. 132) nimmt KÖLLIKER eine paarige Anlage der Leber an, wenigstens beim Kaninchen. Die beiden Sprossen treten nacheinander auf, und zwar die erste am 10., die zweite am 11. Tage. HIS dagegen schilderte beim Kaninchen und ebenso beim Menschen eine einfache Leberanlage, welche von der ventralen Wand des Darmrohrs ausging. Durch Wucherung seiner Zellen entstand eine kompakte Zellenmasse, die kompakte Leberanlage. Die Gallenblase bildet sich nach KÖLLIKER aus dem zuletzt auftretenden Divertikel, nach HIS entsteht sie später als sekundäres Divertikel des Leberausführgangs.

Später wurden diese Verhältnisse durch FELIX, HAMMAR, BROMAN und BRACHET untersucht, und es ergiebt sich daraus, daß die Leberanlage der Säugetiere sich genau verhält, wie bei niederen Wirbeltieren. Daß der Mensch davon keine Ausnahme macht, erweisen die Angaben von SWAEN.

FELIX schildert bei menschlichen Embryonen zwei Leberanlagen, aber nicht wie KÖLLIKER in paariger Anordnung, sondern wie beim

Hühnchen in cranialer und caudaler Lage zu einander. Doch sind diese Angaben FELIX' mit Vorsicht aufzunehmen, da sie auf Grund einer lückenhaften Serie gegeben sind. Nach den Angaben von BROMAN besteht auch bei menschlichen Embryonen von ca. 3 mm Länge nur ein einziger Gang, der von der ventralen Darmwand unter dem Magen cranialwärts zieht und sich in den Trabekeln der bereits gebildeten Leber rasch verliert. JANOSIK schließt sich den Angaben von BROMAN an, so daß auch nach ihm ein einfacher Ausführgang der Leberanlage von vornherein besteht.

BRACHET hat die erste Leberanlage an einer vollständigen Serie von Kaninchenembryonen studiert und findet auch hier, daß die Leber durch eine breite longitudinale Ausbuchtung (renflement) der ventralen Darmwand sich anlegt, welche sich vom hinteren Herzende (Sinus venosus) bis zum Darmnabel hinzieht. Cranialer und caudaler Abschnitt dieser ersten Leberrinne verhalten sich in der Folge verschieden. In der vorderen und mittleren Partie dieser Ausstülpung wuchern die Zellen der epithelialen Wand und bilden einen epithelialen Zellenhaufen, der mit dem Septum transversum sich in Verbindung setzt und die kompakte Leberanlage, wie sie HIS schilderte, darstellt.

An dem caudalen Teil der Wand dieser ersten Leberrinne findet eine solche Zellwucherung nach BRACHET nicht statt. Hier bleibt die epitheliale Wand glatt. Dieser caudale Teil wächst später zur Anlage der Gallenblase aus.

Also auch beim Kaninchen kann man eine einheitliche Leberanlage erkennen, welche einen cranialen und caudalen Abschnitt in ihrem ferneren Verhalten unterscheiden läßt. Der erstere bildet die Leberschläuche, der letztere die Gallenblase. Man kann sie also auch hier als Pars hepatica und Pars cystica bezeichnen.

So stellt die Leberanlage weiterhin, nachdem sich ihr Zusammenhang mit dem Duodenum verengert hat, ein cranialwärts gerichtetes Darmdivertikel dar, aus dessen caudalem Ende als sekundäres Divertikel die Anlage der Gallenblase hervorgeht.

Es erscheint mir besonders von Bedeutung für die Phylogenie, daß hier einfachere Verhältnisse als bei Reptilien und Vögeln bestehen, insofern niemals eine Teilung der vorderen cranialen Leberanlage in zwei hintereinander gelegene Knospen stattfindet. Dadurch trennen sich die Säugetiere von den Sauropsiden, wie in so vielen anderen Beziehungen.

Nach HAMMAR spielt sich beim Säugetier die weitere Ausbildung der Leber etwas anders ab, so daß die Trennung der Pars hepatica und der Pars cystica nicht in gleicher Weise erhalten bleibe, wie bei niederen Formen. Diese Schwierigkeit löst BRACHET in dem Sinne, daß er angiebt, die Anlage der Pars cystica sei hier weniger voluminös als bei Selachiern und Reptilien.

Die neuesten Angaben von SWAEN über einen jugendlichen menschlichen Embryo schildern die Leberanlage als eine Rinne im Duodenalbezirk des Darmes, die mit dem Septum transversum zusammenhängt, in welchem sie sich ausdehnt. Am cranialen Ende der Rinne bestand bereits eine kleine Wucherung, die sich abzuschnüren begann. Caudalwärts wird die Wand glatt und gleichmäßig. Die Leberanlage des Menschen entspricht in diesem Stadium somit vollkommen der gleichen Anlage anderer Säuger.

Zusammenfassung: Die erste Anlage der Leber zeigt nach den vorstehenden Schilderungen bei allen Wirbeltieren den gleichen Plan. Ihre Bildungsstätte ist die ventrale Darmwand an der Grenze zwischen Vorder- und Mitteldarm. Nach vorn wird sie durch das hintere Ende des Herzschlauchs, nach hinten durch die vordere Darmpforte begrenzt, wenigstens bei meroblastischen Eiern. Sie besteht zuerst in einer längsverlaufenden Rinne, der Leberfalte. Die erste Anlage tritt bei meroblastischen Eiern erst zu einer Zeit auf, wo der Embryo sich vom Dottersack abgehoben hat, so daß ihre erste Anlage durch den Dotterreichtum des Eies nicht so eingreifend beeinflußt wird, wie die erste Anlage des Herzens. Bei sämtlichen Wirbeltieren läßt sich weiterhin der craniale Abschnitt der Anlage von dem caudalen unterscheiden: ersterer bildet die Leberdrüsenschläuche (Pars hepatica) letzterer bildet die Gallenblase (Pars cystica). Bei Sauropsiden teilt sich die Pars hepatica nochmals in einen cranialen und caudalen Teil, welch letzterer nähere Beziehung zur Gallenblase erhält. Dadurch werden die Ausführgänge komplizierter. Säugetiere und Mensch zeigen darin einfacheres Verhalten. Bei Ammocoetes bedürfen die Angaben KUPFFER's noch weiterer Untersuchung hinsichtlich der dorsalen Mündung der späteren Leberanlage. Es ist die Frage, ob diese der dorsalen Pankreasanlage höherer Wirbeltiere entspricht. Daß dies nicht wahrscheinlich ist, wird sich bei Betrachtung des Pankreas ergeben.

b) Die weitere Entwickelung der Leber.

Die weitere Leberentwickelung, die sich an die betrachtete erste Anlage anschließt, umfaßt erstens die specielle Weiterbildung des Leberparenchyms, d. h. die Histogenese, und zweitens die Lappenbildung der Leber.

α) Die Histogenese der Leber.

Hinsichtlich der Histogenese der Leber bei Wirbeltieren sind nach den früheren Arbeiten von TOLDT und ZUCKERKANDL besonders die Abhandlungen von RETZIUS und BRAUS von Bedeutung.

Der wesentliche Fortschritt in unserer Erkenntnis wurde durch RETZIUS' Nachweis geliefert, dahin gehend, daß die Leber der Cyclostomen eine echt tubulöse Drüse darstellt, deren hohle Schläuche sich zwar mehrfach teilen, aber nicht durch Anastomosen zu einem Netzwerk vereinigt sind. BRAUS hat an der Hand dieser Beobachtung die Frage nach der Histogenese der Leber aufgenommen und bei allen Wirbeltieren durchgeführt. Die Schläuche der sich entwickelnden Leber bestehen bei Selachiern und Amphibien jederzeit in Form von netzförmig verbundenen hohlen Gebilden. Die dickeren Schläuche zeigen in Jugendstadien sehr weite Lumina, die in späteren Entwickelungszuständen unter Abnahme des Kalibers der Schläuche enger werden.

Bei Vögeln bestehen die reichlich verästelten und netzförmig verbundenen Leberschläuche aus kompakten Bälkchen, die kein Lumen besitzen (GÖTTE, FELIX, HAMMAR und FROBEEN). Später erst kommt es zur Ausbildung eines Lumens. Bis zu welcher Dicke die zuerst bestehenden kompakten Leberbalken sich ausbilden, zeigt die Angabe FROBEEN's, nach welcher 7—8 Zellen den Querschnitt eines solchen Balkens bilden können. Nach Bildung des Lumens besteht die Leber aus einem Netzwerk von Leberschläuchen, und die Maschen derselben

werden von einem zweiten Netz, durch Blutgefäße gebildet, ausgefüllt. Beide Netze durchdringen sich. So besteht die Leber zeitlebens bei allen Wirbeltieren, mit Ausnahme der Myxinoiden und Säugetiere. Während jene einfachere Zustände zeigen, sind die Verhältnisse bei Säugern viel komplizierter.

Beim 4-wöchentlichen menschlichen Embryo fanden TOLDT und ZUCKERKANDL die Leber genau wie bei niederen Wirbeltieren, aus einem Netzwerk hohler Schläuche bestehend, das sich mit einem Blutgefäßnetz durchdringt. Ueber die Art, wie sich aus diesem Zustand der Läppchenbau der ausgebildeten menschlichen, resp. Säuger-Leber entwickelt, gehen die Ansichten auseinander: Nach TOLDT und ZUCKERKANDL dehnen sich die Schläuche beträchtlich in die Länge aus, so daß sich die Zahl der Zellen, welche das Lumen eines Schlauches begrenzen mehr und mehr verringert bis auf zwei. KÖLLIKER dagegen schreibt den Blutgefäßen bei dem Vorgang eine aktive Rolle zu, und dieser Ansicht schlossen sich neuerdings VAN DER STRICHT und KOSTANECKI an. Die zuerst bestehenden dicken Schläuche werden durch Eindringen der allmählich sich bildenden Gefäße weiter zerteilt, und so kommen die sekundären Leberzellbälkchen zu stande. Es ist dies nur die Fortsetzung eines ersten Entwickelungsvorganges; denn es besteht von vornherein eine Beziehung zwischen dem sich entwickelnden Leberschlauchnetz und den sprossenden Blutgefäßen. Das Einsprossen von Gefäßen aus den Venae omphalo-mesentericae in die zuerst bestehende kompakte Masse der Leberzellen, die durch Proliferation aus der Pars hepatica der Leberfalte entstanden ist, ist die Ursache für die erste trabekuläre Anlage der Leber.

Diese ersten Vorgänge wurden bei Amphibien von STORE und HAMMAR übereinstimmend geschildert. Bei Reptilien besteht nach HAMMAR eine größere Selbständigkeit im ersten Wachstum der Drüse, insofern die Schläuche schon ein Netzwerk bilden, bevor Blutgefäße in dessen Maschen eingedrungen sind. Bei Säugetieren schildert BRACHET diese ersten Verhältnisse so, daß die wachsenden Leberschläuche sofort in Kontakt mit den im Septum transversum verlaufenden Venen treten, bei ihrem Wachstum die Gefäßwand vor sich herstülpen und das Gefäßlumen abschneiden. Wir sehen also hier alle Anschauungen inbetreff der Bildung des Leberzellnetzes mit dem es durchdringenden Blutgefäßnetz ausgesprochen:

1) Selbständiges Wachstum der Leberschläuche und Verbindung desselben zu einem Netzwerk (nach HAMMAR bei Reptilien); 2) Zerteilung der kompakten Leberzellmassen zu einem Netzwerk von Strängen durch einsprossende Blutgefäße in diese Zellenmasse (nach STORE und HAMMAR bei Amphibien); 3) Zerteilung der Blutgefäße durch Eindringen der Leberschläuche in dieselben (nach BRACHET beim Säugetier).

Die Weiterbildung der Säugetierleber ist von BRAUS genauer in letzter Zeit geschildert worden. Daraus ergiebt sich, daß die Leber der Säugetiere durchaus nicht gleichartig ist, sondern daß hinsichtlich der Ausbildung der Leber eine Reihe besteht: Monotremen, Marsupialier, Placentalier. Alle zeigen die Läppchenstruktur. Aber die Monotremen lassen im Innern der Läppchen noch keine radiären Leberzellketten erkennen, sondern zeigen teils unregelmäßige Zellinseln, und zwar in der centralen Hälfte des Acinus, teils aber noch ein Netzwerk geschlossener Leberschläuche, so daß 3—5 Leberzellen eine Gallen-

kapillare begrenzen. Dies besteht an der Peripherie des Läppchens. Bei Marsupialiern ist die Zerteilung der Leberschläuche weitergediehen. Hier begrenzen höchstens noch 3 Leberzellen ein Lumen. BRAUS unterscheidet das verschiedene Verhalten der Gallenkapillaren als vasozonale und cytozonale Maschen. Letztere können monocytisch und polycytisch sein. Genauer auf diese vergleichend- anatomisch so wichtigen Zustände der fertigen Leber einzugehen ist hier nicht der Platz. Es ist nur embryologisch noch hervorzuheben, daß nach den Angaben von KOSTANECKI und BRAUS die Anordnung des Lebergewebes zur Zeit der Entwickelung des intratrabekulären Gefäßnetzes vollkommen unregelmäßig ist. Aber erst nach der Geburt erscheint, wie TOLDT und ZUCKERKANDL schon angaben, der lobuläre Bau und die radiäre Struktur der einzelnen Lobuli (BRACHET). CZERNY hat ferner darauf hingewiesen, daß an der Oberfläche der Leber lange Zeit ein embryonaler Zustand des Lebergewebes erhalten bleibt (Kaninchen und Ratte). An den Rändern der Rattenleber speciell bleiben sogar Spuren des rein schlauchartigen Leberaufbaues, wie er in der embryonalen Leber besteht, viel länger erhalten als bei anderen Säugetieren.

Hinsichtlich des verschiedenen Verhaltens der Aeste der Vena portae und der Vena hepatica während der Dauer der Embryonalentwickelung der Leber sind die Angaben von TOLDT und ZUCKERKANDL beim Menschen und die von BRAUS für das Kaninchen übereinstimmend. Schon beim jungen Embryo kann man die Zweige der nicht von Bindegewebe umhüllten Lebervenen leicht von den Aesten der in das Bindegewebe der GLISSON'schen Kapsel eingelagerten Pfortader deutlich unterscheiden. Zu gleicher Zeit kann man schon eine Läppchenbildung in der Leberanlage unterscheiden, aber noch nicht in dem Sinne, wie später: es fehlt noch die radiäre Anordnung der Zellbälkchen und der intralobulären Kapillaren, und an Stelle eines Vas centrale bestehen mehrere, die selbst Kollateralbildungen zeigen. Auch die Aeste der Pfortader sind zahlreicher und unregelmäßiger. Diese primären Leberläppchen, wie man sie bezeichnet hat, werden durch das Eindringen der Pfortaderäste mit dem sie umhüllenden Bindegewebe in das Lebergewebe weiter zerteilt, und so bilden sich die bleibenden sekundären Lobuli, mit je einem Vas centrale. Die Zahl der sekundären Läppchen, welche aus einem primären Läppchen hervorgeht, entspricht genau der Zahl der im primären Läppchen vorher nachweisbaren Aeste der Lebervene.

Die Entwickelung der Leber ist mit der Geburt noch lange nicht abgeschlossen. Nach der Geburt findet kein gleichmäßiges Wachstum des Organes statt, sondern einzelne Teile erfahren eine Vergrößerung, andere aber werden kleiner. Es spielt sich ein Vorgang der Atrophie in bestimmten Teilen der Leber ab. So kommt die Verkleinerung des linken Leberlappens zu stande. Es findet eine reichliche Degeneration von Leberzellen statt, während die Ausführgänge der Degeneration lange widerstehen und zum Teil als Vasa aberrantia erhalten bleiben. Solche finden sich besonders im Lig. triangulare sinistrum, in der Brücke der linken Längsfurche, an der Stelle, wo die Vena cava inf. der Leber anlagert, und in der Umgebung der Gallenblase, also vor allem an der unteren Fläche der Leber beim Menschen. Der Grund der Atrophie liegt in dem Druck, den die benachbarten Organe auf die Leber ausüben. CZERNY weist darauf hin, daß an den ange-

gebenen Stellen oft eine Rückbildung von Leberparenchym eintritt, ehe dasselbe fertig gebildet war und noch embryonalen Charakter zeigte. Der Schwund wird eingeleitet durch Kompression und Rückbildung der Blutgefäße, woran sich eine Vermehrung von Bindegewebe und Zersprengung der Leberzellen anschließt. Letztere atrophieren dann.

β) Die Entwickelung der Leberlappen bei höheren Wirbeltieren.

Bei Vogelembryonen hatten Balfour und Forster angegeben, daß die Leberanlage von vornherein 2 Lappen erkennen läßt, welche den beiden ersten Divertikeln des Darmes entsprechen. Später haben Felix und Hammar diese Angabe modifiziert, indem sie zeigten, wie die Derivate der beiden (cranialen und caudalen) Leberknospen, den vereinigten Stamm der Venae ompholo-mesentericae umfassend, eine einheitliche Masse von Leberschlauchnetzen bilden, die eine Einteilung in Lappen ausschließt. Beim Kaninchen wurde schon von Kölliker die Teilung der Leber in 3 Lappen erkannt. Aber auch diese bilden sich sekundär aus einer einfachen Anlage. Schon bei Embryonen vom 12. Tage kann man 3 Lappen unterscheiden (His, Ravn, Brachet, Hammar, Swaen). Der eine liegt ventral und ist median angeordnet. Die beiden anderen liegen dorsolateral.

Der mediane liegt im Septum transversum ventral vom Darm und zeigt Beziehungen zur ventralen Rumpfwand. Die dorsolateralen Lappen ragen über die dorsale Oberfläche des Medianlappens jederseits empor, zu beiden Seiten des Darmes und der mesenterialen Scheidewand. Die beiden dorsalen Lappen entwickeln sich längs der Venae omphalo-mesentericae dorso-caudalwärts weiter.

Brachet hat weiterhin gefunden, daß der Verlauf nicht nur der Venae omphalo-entericae, sondern auch der Venae umbilicales von Einfluß für die Bildung der Leberlappen ist. In Anschluß an die Angaben Swaen's und Hammar's giebt er an, daß längs dieser 4 Gefäßstämme die Leber sich in dorso-caudaler Richtung weiter ausbildet, so daß man 4 Lappen unterscheiden kann.

Es ergiebt sich ferner aus Brachet's Befunden, daß die beiden längs der Venae umbilicales nach hinten auswachsenden Lappenarme in Verbindung miteinander stehen, und zwar so, daß man sie als direkte nach hinten gewachsene Fortsätze des von Kölliker als ventral gelegenen medianen Lappens nachweisen kann, während die beiden längs der Venae omphalo-mesentericae ausgewachsenen Lappen ganz voneinander getrennte selbständige Bildungen darstellen, die nur an ihrer vorderen ventralen Fläche mit dem Medianlappen zusammenhängen. Sie entsprechen den dorsolateralen Lappen v. Kölliker's.

Die Gesamtanlage der Leber stimmt also in auffallender Weise mit dem Verhalten der Venen, um welche sie angeordnet ist, überein. 4 Venen, die 2 Venae omphalo-mesentericae und die 2 Venae umbilicales, vereinigen sich cranialwärts im einheitlichen Sinus venosus. Beim menschlichen Embryo bestehen keine so tiefen Einschnitte zwischen den Lappen wie beim Kaninchen.

Swaen giebt an, daß bei Mensch und Kaninchen der rechte dorsolaterale Lappen sich viel weiter nach hinten erstreckt, als der linke. Die Angaben Broman's von einem 3 mm langen menschlichen Embryo stimmen damit überein.

Mit der späteren Umbildung der Gefäße werden die Lappen weniger deutlich. Es treten aber sekundäre Lappen auf. Von diesen

ist der Lob. caudatus und Lob. venae cavae inferioris zu nennen. Ravn, Brachet und Swaen haben die Bildung des Lobus caudatus bei Mensch und Kaninchen übereinstimmend geschildert. Beim Kaninchen entstammt er der inneren Fläche des rechten dorsolateralen Lappens. Er erscheint als ein kleines Knötchen, das den freien Rand des Mesoduodenum umwandert und sich in die Bursa hepato-enterica einsenkt.

Der Lobus venae cavae inferioris bildet sich aus dem dorsalen Teil des rechten dorsolateralen Lappens.

Bei Kaninchen bildet er einen wohlbegrenzten Lappen, der sich weit caudalwärts erstreckt (Brachet, Hochstetter). Auch bei niederen Wirbeltieren ist dieser Lappen vielfach beschrieben worden: von Götte bei Bombinator, beim Axolotl von Brachet. Klaatsch hat ihn bei Amphibien als Lobus descendens hepatis bezeichnet. Bei Betrachtung der Sonderungen des Mesenterium bleibt darauf zurückzukommen.

Die Entwickelung des Pankreas.

Ebenso wie die Leber läßt das Pankreas in seiner Entwickelung bei allen Wirbeltieren einen gemeinsamen Plan erkennen. Bei Cyclostomen und Selachiern geht es nur aus einer dorsalen Anlage am Anfang des Mitteldarms hervor, während bei allen übrigen Wirbeltieren zu dieser unpaaren dorsalen Anlage noch eine paarige ventrale Anlage hinzukommt, die in naher Beziehung zur Leberanlage steht.

Cyclostomen. Die Existenz eines Pankreas bei Cyclostomen wurde bis vor kurzem geleugnet. Der Einzige, welcher Angaben über die Entwickelung dieses Organs bei Ammocoetes macht, ist Kupffer. Doch wurde dies Gebilde, das als eine Ausbuchtung am Anfang des Mitteldarms schon oben bei der Leberentwickelung besprochen ist, als dorsale Leberanlage gedeutet. Es wurde von späteren Untersuchern nicht aufgefunden. Durch die Angaben von Maas wissen wir, daß Myxine und Bdellostoma ein dorsales Pankreas besitzen, und wenn dies auch angezweifelt wurde, so ist doch durch den Vortrag und die Demonstration von Giacomini auf dem Anatomenkongreß zu Pavia (1900) jeder Zweifel darüber beseitigt, daß bei Petromyzon marinus ein dorsales Pankreas in deutlicher Ausbildung besteht. Genauer ist seine Entwickelung bis jetzt freilich nicht bekannt geworden.

Bei Selachiern sind wir besser über die Entwickelung dieser Drüse unterrichtet. Balfour, Hammar, Brachet und Mayr sowie Laguesse finden die Anlage des dorsalen (einzigen) Pankreas bei Selachiern in Form eines kurzen Divertikels der dorsalen Darmwand (Fig. 127*P*). Dasselbe liegt der Leberanlage caudalwärts schräg gegenüber. Diese Anlage schnürt sich von vorn nach hinten fortschreitend allmählich vom Darmrohr ab.

Die Anlage des Pankreas entsteht etwas später als die Anlage der Leber (Brachet, Mayr). Nach Mayr stellt die erste Anlage eine Rinne dar. Dadurch, daß diese sich von vorn nach hinten vom Darmrohr abschnürt, scheint sich das Organ rückwärts zu verlagern. Die Pankreasanlage kommt in Beziehung zum cranialen Ende der sich gleichzeitig entwickelnden Spiralfalte des Darmes bei Acanthias.

Durch die Beziehung zur Spiralklappe resp. deren Ausbildung wird die Mündungsstelle des Pankreas verlagert. Sie rückt von der dorsalen Wand des Darmes auf die linke Seite, um schließlich ganz

ventral zu liegen. Es ist hier noch auf Oppel's Angaben hinzuweisen. Die ausschließlich dorsale Anlage des Pankreas bei Selachiern bildet eine Drüse, in welcher zwei verschiedene Bestandteile später zu unterscheiden sind. Der eine Bestandteil ist die eigentliche Pankreasdrüse. Die Zellen dieser Drüsentubuli zeigen die bekannten beiden Hälften, die basale kernhaltige und die freie, welche Zymogenkörnchen enthält. Zwischen solchem Drüsenparenchym liegen andersartige Gebilde, die von den Autoren als intertubuläre Zellhaufen sehr unzweckmäßig bezeichnet worden sind. In diesen erblickt Oppel das Urpankreas und will mit diesem das einzige Pankreas von Ammocoetes und der Cyclostomen überhaupt vergleichen. Die letzten Angaben mit Abbildungen von Giacomini zeigen indessen, daß auch bei Petromyzon marinus im Pankreas zweierlei Schläuche bestehen. Ueber die Bedeutung dieser beiden Teile sind so ziemlich alle möglichen Vermutungen ausgesprochen worden. Oppel hat 18 verschiedene aus der Litteratur zusammengestellte Ansichten angeführt, auf die ich hier nicht eingehen will.

Bei allen übrigen Wirbeltieren besteht neben der dorsalen auch eine ventrale Pankreasanlage.

Bei Ganoiden ist das Pankreas dorsale des Störs von Kupffer untersucht worden. Hier bestehen zwei dorsale Pankreasanlagen, die nicht paarig angeordnet, sondern als craniale und caudale zu unterscheiden sind. Die craniale liegt gerade dorsal über der Leberanlange, also ebenfalls am Beginn des Mitteldarms, während die caudale am hinteren d. h. caudalen Ende des Mitteldarms sich findet. Diese beiden Divertikel sondern sich bald in je drei Abschnitte: einen dorsomedialen und zwei laterale, einen linken und einen rechten. Von diesen 3 Abschnitten bildet bloß der rechte sowohl von der cranialen, wie von der caudalen Anlage Pankreasgewebe, während die dorsomediale sowie die linke Portion der beiden Divertikel sich zu lymphatischem Gewebe weiter ausbilden, in welchem Kupffer die Anlage der Milz erblickt. Die Pankreasabschnitte der beiden dorsalen Anlagen vereinigen sich untereinander und treten auch mit der beim Stör bestehenden ventralen Pankreasanlage in Verbindung. Sie lösen sich vollkommen von der Milzanlage ab. Bedeutsam ist nur diese Angabe Kupffer's, weil nach seiner Auffassung somit eine sehr nahe genetische Beziehung zwischen dorsaler Pankreasanlage und Milz besteht, die indessen zunächst mit großer Vorsicht aufzunehmen ist. Nach Brachet sind vielleicht die beiden Anlagen des dorsalen Pankreas in gewissem Sinne vergleichbar der cranialen und caudalen Leberknospe bei Reptilien und Vögeln.

Stöhr bezweifelt, daß die caudale dorsale Pankreasanlage, die Kupffer bei Acipenser schilderte, wirklich Pankreasgewebe bilde, er hält sie eher für die Schwanzdarmwurzel. Das wird von Kupffer widerlegt, wonach die hintere dorsale Pankreasanlage mit dem Schwanzdarm nichts zu thun habe, der viel weiter hinten liege. Jene Anlage liefere sicher Pankreasgewebe.

Die dorsale Pankreasanlage bei Teleostiern ist durch die Untersuchungen von Göppert, Stöhr und Laguesse bekannt geworden. Nach Göppert (Fig. 129) bildet sich bei der Forelle die dorsale Pankreasanlage als eine longitudinale Verdickung der dorsalen Darmwand, die sekundär ein Lumen erhält. Diese An-

lage trennt sich mehr und mehr vom Darm ab und bleibt nur durch einen engen Kanal zunächst noch mit ihm in Verbindung.

Göppert und Laguesse finden in gleicher Weise, daß das aus dieser dorsalen Anlage hervorgesproßte Pankreas sich mit dem rechten ventralen Pankreas sehr bald verbindet, worauf der dorsale Ausführgang in den Darm eine völlige Rückbildung erfährt. So kommt es, daß für das gesamte Pankreas bei Teleostiern dann nur ein ventraler Ausführgang besteht, der mit dem Ductus choledochus gemeinsam in den Anfang des Mitteldarms ausmündet.

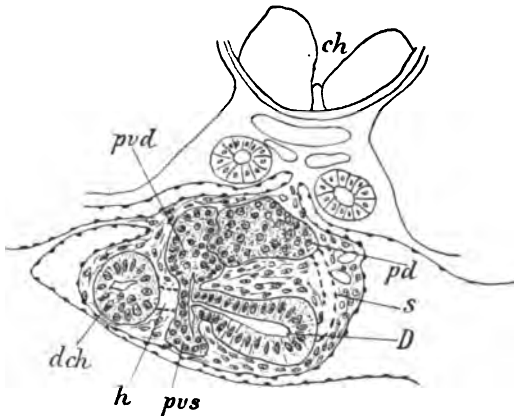


Fig. 129. Querschnitt durch den Anfang des Mitteldarmgebiets eines Forellenembryo von 30 Tagen. Nach Göppert. *D* Duodenum. *dch* Ductus choledochus. *pvs* u. *pvd* linke und rechte Anlage des ventralen Pankreas. *pd* dorsale Pankreasanlage. *s* durch Punktlinie angedeutet deren Zusammenhang mit dem Darm. *h* ebenso angedeutete Mündung des Duct. choled. in das Duodenum.

Bei Amphibien ist die dorsale Pankreasanlage ebenfalls sehr genau untersucht worden durch Götte, Göppert, Stöhr und Weysse.

Nach Göppert bildet sie sich bei Triton alpestris an der dorsalen Darmwand im Beginn der Gastroduodenalschlinge, und zwar in Form einer Ausstülpung des Entoderms, dem auch bald das Darmfaserblatt folgt. Die Ausstülpung legt sich nach rechts sackartig um und wächst auch rechts weiter. Links besteht nur eine schwache Ausbuchtung. Diese dorsale Pankreasanlage liegt etwas cranialwärts vom ventralen Leberstiel, von welchem aus die ventralen Pankreasanlagen entstehen. In der weiteren Entwickelung verhält sich die dorsale Pankreasanlage bei Urodelen und Anuren insofern verschieden, als sie bei Urodelen ihren Zusammenhang mit dem Duodenum dauernd erhält, während sie sich bei Anuren gänzlich ablöst nach Vereinigung mit der ventralen Anlage. Stöhr schildert die dorsale Pankreasanlage von Rana, wo sie in Form eines Wulstes des Entoderms an der dorsalen Darmwand auftritt. Hier sind die Zellen kleiner und stärker pigmentiert.

Auch bei Reptilien und Vögeln ist die dorsale Pankreasanlage in gleicher Weise vorhanden (Götte, Foster und Balfour, Duval, Felix, Brachet).

Endlich findet sich auch bei Säugetieren und dem Menschen die dorsale Anlage des Pankreas. An die früheren Arbeiten von Kölliker, His und Balfour schließen sich die von Felix, Stoss, Jankelowitz, Wlassow und Brachet an. Die meisten Autoren betrachten die erste Anlage als eine unpaare Ausstülpung der dorsalen Darmwand, doch giebt Stoss eine erste paarige Anlage an, und ebenso schildert Wlassow die erste dorsale Pankreasanlage beim Schwein als zweilappig.

Nach der Schilderung von Stoss tritt bei Schafembryonen von 17—18 Tagen (4 mm Länge) die erste Anlage des Pankreas auf. Die Anlage des Mitteldarms vor der vorderen Darmpforte besitzt einen sehr großen dorso-ventralen Durchmesser. Dieser von Stoss als primäres Duodenum bezeichnete Darmteil, der gerade aus der Darmrinne sich unter fortschreitender Abhebung des Embryo vom Dottersack zum Rohr abgeschlossen hat, sondert sich dorso-ventral in 3 verschiedene Gebilde. Der dorsale Teil wird zur dorsalen Pankreasanlage, der mittlere Teil wird zum bleibenden Duodenum, und der ventrale Teil stellt den primären Ductus choledochus dar, aus welchem auch die ventrale Pankreasanlage sich nun entwickelt. Die dorsale Pankreasanlage besteht in zwei hohlen seitlichen Ausbuchtungen. Sie löst sich in der Folge in caudocranialer Richtung vom Darmrohr ab. Die Ablösung wird beim Schaf vollständig beim Embryo von 4,8 mm Länge. Das Duodenum führt um diese Zeit eine Achsendrehung aus, so daß die Mündung des Ductus choledochus, die ursprünglich ventral liegt, nach rechts und dorsalwärts rückt. Beim Schaf findet also genau der gleiche Vorgang bei der Entwickelung des Pankreas statt, wie es Göppert bei Triton alpestris geschildert hat. Doch findet sich das nicht bei allen Säugetieren. Vielmehr bleibt die Kommunikation der dorsalen Pankreasanlage in der Regel erhalten beim Pferd und Hund, wo sie den schwachen Ductus Santorini bildet, der auch öfter beim Menschen besteht. Beim Rind und Schwein bildet dieser dorsale Pankreasgang sogar den einzigen Ausführgang des Pankreas. Hier hat sich der Ductus Wirsungianus rückgebildet, indem sich die ventrale Pankreasanlage so ablöste, wie es beim Schaf die dorsale Anlage thut.

Die ventrale Anlage des Pankreas findet sich außer bei Cyclostomen und Selachiern bei allen Wirbeltieren und steht in Beziehung zur Leberanlage. Sie bildet sich später als die dorsale Anlage und entsteht als paarige Divertikelbildung von dem bereits stark verdünnten Ductus choledochus aus, also zu einer Zeit, wo die Leberanlage in ihrer Entwickelung schon weit fortgeschritten ist. Die erste genauere Kenntnis von der Entwickelung der ventralen Pankreasanlage verdanken wir Göppert, der sie bei Amphibien und später bei Knochenfischen nachwies.

Bei Teleostiern (Forelle) bildet sie sich nach Göppert, Stöhr und Laguesse an der bezeichneten Stelle. Indem nun eine Drehung des Darmes in dem Sinne erfolgt, daß die Leber rechts zu liegen kommt, findet sich die rechte ventrale Pankreasanlage auf der rechten Seite, vom Ductus choledochus aus dorsalwärts verlaufend. Dieser Anlage wächst die dorsale Pankreasanlage auf der rechten Seite des Darmes ventralwärts entgegen und vereinigt sich mit ihr. Die linke ventrale Pankreasanlage kommt bei der genannten Drehung des Darmes an dem rechts gelegenen Ductus choledochus in ventrale Lage. Die aus der paarigen ventralen Anlage sprossenden Drüsenschläuche des Pankreas liegen auf der rechten Seite des Duodenum und dehnen sich dorsalwärts aus. Diese Lagebeziehung zum Darm besitzt auch das gesamte Pankreas, nachdem sich die dorsale Anlage gänzlich vom Darmrohr abgelöst hat. Es würden nun 2 ventrale Mündungen des Pankreas bestehen. Doch auch diese erleiden Veränderungen: Die beiden Mündungen rücken mehr und mehr auf die Seite des Ductus choledochus, welche dem Darm zugewandt ist, d. h. nach links

und hinten sieht. Dabei nähern sie sich einander, um schließlich zusammenzutreffen, so daß dann beide eine gemeinsame Mündung besitzen. An dieser Mündungsstelle bildet sich weiterhin ein Kanal aus, der nun die beiden Gänge aufnimmt. So steht endlich das Pankreas nur durch einen kurzen, sich gabelig teilenden Gang (Ductus Wirsungianus) mit dem Ductus choledochus in Verbindung. Auf seinem Bildungsgange tritt das Pankreas auch mit der Vena portae in Beziehung, die es umwächst (Göppert).

Bei Ganoiden hat uns Kupffer die paarige ventrale Anlage des Pankreas als Ausstülpungen des primitiven Leberganges nahe dessen Mündung in den Darm kennen gelehrt.

Bei Amphibien hat Göppert die paarige Anlage des Pankreas bei Triton, Rana und Bufo in derselben Weise geschildert. Hier wurde zum erstenmal die Entwickelung des Pankreas aus 3 Anlagen bekannt. Die dorsale Anlage löst sich, wie oben angegeben, bei Anuren ganz vom Darm ab, während bei Urodelen die Verbindung mit dem Darm bestehen bleibt. Die ventralen beiden Anlagen münden nicht dauernd getrennt, sondern vereinigen sich. Die ventralen Anlagen finden sich, vom Leberstiel ausgehend, symmetrisch, nahe dessen Mündung in den Darm. Die Weiterbildung der ersten Anlage (die 3 Anlagen finden sich bei 6 mm langen Tritonlarven) erfolgt nun in der Weise, daß die Divertikel sich ausdehnen und dann ihre Wandung eingefaltet wird. Indem diese Buchten Sprossen treiben, erfolgt eine Vergrößerung der beiden Anlagen, und dieselben vereinigen sich untereinander und mit der dorsalen Anlage rechts vom Darm, so daß bei 7,5 mm langen Larven eine einheitliche Pankreasdrüse mit 3 getrennten Mündungen besteht. Die beiden ventralen Mündungen vereinigen sich, indem sie einander näher rücken, an der rechten Peripherie des Ductus choledochus und bilden einen kurzen gemeinsamen Ductus Wirsungianus (Larven von 10 mm Länge). Bei Anuren spielt sich der gleiche Vorgang etwas modifiziert ab infolge des starken Längenwachstums des Mitteldarms. Der Ductus choledochus wird von den beiden ventralen Ductus pancreatici schlingenartig umgeben, doch verbinden auch diese sich vor ihrer Mündung in den Ductus choledochus zu einem kurzen einheitlichen Endstück (Rana temporaria, Larven von 11,5 mm Länge). Die dorsale Pankreasanlage trennt sich vom Darm ab, sie liegt stets, auch später in der Konkavität der Gastro-duodenalschlinge. Sie erreicht ein sehr bedeutendes Volumen und übertrifft zur Zeit des Auftretens der hinteren Extremitätenstummel selbst die Anlage der Leber an Größe beträchtlich. Die Leber ist lange auffallend klein, um erst später durch starkes Wachstum das Pankreas zu überflügeln. Zur Zeit der Metamorphose ändert sich dies Verhältnis noch weiter zu Ungunsten des Pankreas (Göppert).

Bei Reptilien ist die ventrale, paarige Anlage des Pankreas zuerst durch Saint Remy (Tropidonotus natrix), dann durch Janosik und vor allem genauer durch Brachet bekannt geworden. Von der paarigen Anlage bei Lacerta muralis bildet sich aber nur die rechte zu Pankreasgewebe aus und vereinigt sich mit der dorsalen Anlage. Die linke ventrale Anlage verkümmert unter Abflachung der Wandung des ersten Divertikels. Ob hier nun thatsächlich eine ventral rückende Verlagerung des dorsalen Ausführgangs resp. dessen Mündung erfolgt, derart, daß er erst dorsal, dann an die rechte Cirkumferenz und schließlich ventral in den Darm mündet, wie Janosik und Brachet angeben,

bleibe dahingestellt. Die Mündung soll nämlich dann in den Ductus choledochus erfolgen. Es wäre merkwürdig, wenn diese Mündung thatsächlich aus dem dorsalen Gang hervorgegangen wäre und nicht der rechten ventralen Anlage entspräche.

Bei den Vögeln ist die paarige ventrale Pankreasanlage von FELIX beim Hünchen, von SAINT REMY bei der Ente geschildert worden. Neuerdings hat HAMMAR sie von Larus canus und Sterna paradisiaca be-

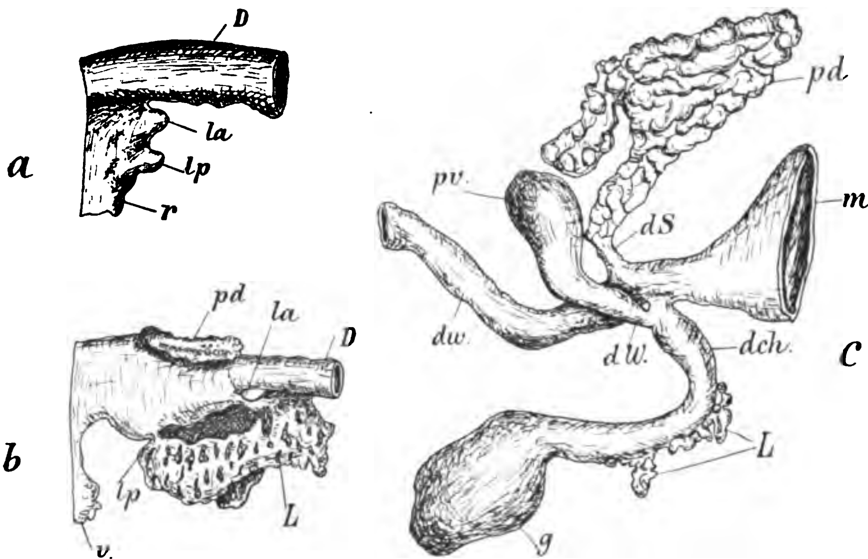


Fig. 130. Frühe Entwickelungszustände der Leber- und Pankreasanlage vom Vogel und Säugetier, nach HAMMAR. a) Hühnchen vom 3. Tag. *D* Vorderdarm. *la* craniales-, *lp* caudales Leberdivertikel. *r* Darmrinne. b) Plattenmodell eines Mövenembryo, 7 mm lang. *D* Darm. *L* Lebertrabekel. *la* cranialer, *lp* caudaler Lebergang. *pd* dorsales Pankreas. *v* Dottergang. c) Dasselbe von einem Kaninchenembryo von 8 mm Länge (11 Tage). *m* Magen. *du* Duodenum. *L* Lebertrabekel. *g* Gallenblase. *dch* Ductus choledochus. *pd*, *pv* dorsales und ventrales Pankreas. *dS* Ductus Santorini. *dW* Ductus Wirsungianus.

schrieben (Fig. 130 b). Bei diesen bilden sich wie bei niederen Wirbeltieren 2 ventrale Pankreasdivertikel. Nur das rechte liefert Pankreasgewebe. Das linke soll sich nicht rückbilden, wie bei Lacerta, sondern Lebergewebe liefern. BRACHET nimmt wohl mit Recht an, daß es sich hier nicht um die linke Pankreasanlage, sondern um einen Teil der Leberanlage handle. BROUHA schilderte beim Hühnchen die beiden ventralen Anlagen, und nach ihm bilden auch beide Pankreasgewebe. Die unpaare dorsale und die paarige ventrale Anlage bleiben nur lange getrennt, vereinigen sich aber doch schließlich zu einem einheitlichen Drüsenkörper.

Die ventrale paarige Anlage des Pankreas bei Säugetieren wurde genauer zuerst durch STOSS bei Schafsembryonen (Fig. 130 c, 131 u. 132) geschildert, nachdem vorher schon PHISALIX, ZIMMERMANN, HAMBURGER und SWAEN die doppelte Anlage des Pankreas (dorsale und ventrale) bei menschlichen Embryonen erkannt hatten.

Wir kennen ferner die Anlage beim Schwein (Wlassow), Kaninchen (Hammar), Katze (Felix). Stoss' Schilderung war die erste und aufklärende für Säugetiere. Hiernach entsteht ein paariges, symmetrisch angelegtes Divertikel am Leberstiel unmittelbar an dessen Mündungsstelle in das Duodenum. Diese beiden Divertikel wachsen gleichmäßig aus und liefern Pankreasgewebe. Indem auch hier dieser Darmteil eine Achsendehrung erfährt, rückt die ventrale Anlage rechts um das Duodenum in die Höhe und verbindet sich mit der dorsalen herabrückenden Anlage. Indem die letztere Anlage sich vom Darm gänzlich ablöst, bleibt beim Schaf nur ein ventraler Ausführgang bestehen. Bei 7 cm langen Föten ist der dorsale Gang obliteriert, bei 9 cm langen Föten besteht nur der Ductus Wirsungianus. Hinsichtlich dieses Verhaltens der Ausführgänge bestehen bei Säugetieren verschiedene Zustände. Von dem bis jetzt bekannt Gewordenen führe ich an, daß bei Pferd und Hund neben dem ventralen Ductus Wirsungianus auch der dorsale Pankreasgang erhalten bleibt, daß bei der Katze wie beim Schaf nur der ventrale Gang besteht, der dorsale eine Rückbildung erfährt. Hier schließt sich der Mensch an, insofern in der Regel nur ein Ductus Wirsungianus besteht, nicht ganz selten aber auch die dorsale Anlage des Pankreas ihre Mündung in den Darm erhält als Ductus Santorini.

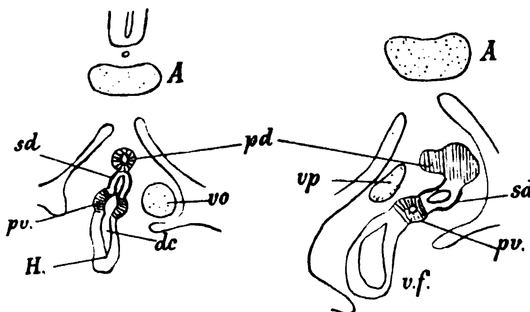


Fig. 131. Leber- und Pankreasanlage von Schafembryonen von 5 mm Länge. Querschnitt der Duodenalregion. *A* Aorta. *sd* Duodenum. *pd*, *pv* dorsale und ventrale Pankreasanlage. *H* Leber. *vf* Gallenblase. *dc* Ductus choledochus. *vp* Vena portae. *vo* Vena omphalo-enterica. (Nach Stoss.)

Endlich kennen wir im Rind und Schwein Formen, bei welchen die Verbindung der dorsalen Pankreasanlage mit dem Darm als einziger Ausführgang der Drüse erhalten bleibt, daß dagegen die ventrale Pankreasanlage sich gänzlich vom Ductus choledochus ablöst, so daß ein Ductus Wirsungianus nicht besteht, sondern nur ein sehr weiter Ductus Santorini (Stoss). Die verschiedene Art der Erhaltung der Ausführgänge ist nach Göppert so zu verstehen, daß in jedem Fall der für den Abfluß des Sekretes kürzeste und leichteste Abführweg erhalten bleibt, was durch die verschiedene Beziehung zu benachbarten Organen bezw. Leber und Vena portae beeinflußt sein mag.

Die jüngste Anlage des ventralen Pankreas beim Menschen wurde von Jankélowitz geschildert an einem Embryo der 4. Woche von 4,7 mm Rückensteißlänge. Demnach besteht die Anlage des menschlichen Pankreas aus 3 Anlagen, die ursprünglich völlig voneinander getrennt sind: einer dorsalen, die dem Epithel des primitiven Duodenum angehört, und 2 ventralen, die von der rinnenförmigen Anlage des Ductus choledochus ausgehen.

Die histologische und topographische Ausbildung der Pankreas:

Ueber die histologische Ausbildung des Pankreas liegen die Angaben von LAGUESSE über Teleostier vor. Zuvor ist zu bemerken, daß hinsichtlich seiner histologischen Verhältnisse das Pankreas eine besondere Ausbildung zeigt durch die intraacinösen Zellen und ferner durch die intertubulären Zellhaufen. In der ersten Anlage bildet das Pankreas der Teleostier eine kompakte Masse, die in Lappen geteilt ist. Weiterhin zerteilt sich diese Masse in einen Komplex großer kompakter Cylinder aus fest zusammenliegenden Zellen. Im Innern dieser Cylinder entsteht dann ein feines Lumen, um welches die Zellen sich in zwei Schichten anordnen. Die Zellen der inneren Schicht verlieren bald ihren Zusammenhang untereinander und bilden die centroacinösen Zellen, die Zellen der äußeren Schicht werden zu den eigentlichen Drüsenzellen. Nach den weiteren Veränderungen, welche die centroacinösen Zellen durchmachen, indem sie sich verlängern, spindelförmig werden und ihr verkleinerter Plasmakörper homogen wird, kommt LAGUESSE zu dem Schluß, daß diese Elemente nichts weiter darstellen als in die Drüsenschläuche fortgesetzte Ausführgangsepithelien, in welche sie nach dem Ausführgang zu auch kontinuierlich übergehen. BRACHET sieht darin eine Bestätigung der Angaben von LANGERHANS, LATSCHENBERGER und PISCHINGER.

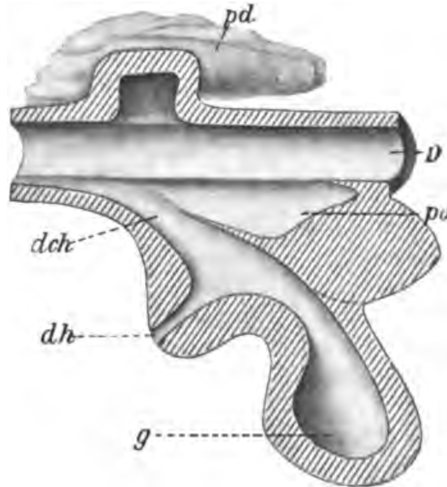


Fig. 132. Duodenum mit Pankreas- und Leberanlage vom 5 mm langen Embryo des Schafes. Modellabbl. nach STOSS. *D* Duodenum. *pd, pv* dorsale und ventrale Pankreasanlage. *g* Gallenblase. *dh* Ductus hepaticus. *dch* Ductus choledochus.

Die äußeren eigentlichen Drüsenzellen ordnen sich radiär um das Lumen und werden größer. Die Zymogenkörnchen treten schon früh, ehe die Funktion des Darmes beginnt, auf. Durch die Entwickelungsweise der centroacinösen Zellen wird die Auffassung MOURET's widerlegt, der sie als Wanderzellen ansprach, die die Membrana propria und das Epithel durchdrungen hätten.

Auch über die Entwickelungsweise der intertubulären Zellhaufen macht LAGUESSE wichtige Angaben beim Schafembryo (Fig. 133). In der frühen Pankreasanlage höhlen sich alle Epithelschläuche aus. Dieselben treiben dann weiter Sprossen, welche nur zum Teil sich aushöhlen und zum weiteren Ausbau der Drüse beitragen, während ein anderer Teil als kompakte Zellstränge bestehen bleibt und die ersten intertubulären Zellhaufen darstellt. Des weiteren verdient noch die Angabe LAGUESSE's Beachtung, wonach an den Anlagen der eigentlichen Drüsenschläuche allenthalben voluminöse, trübe, dunkle Zellen einzeln oder in Gruppen zwischen den Epithelzellen auftreten. Dieselben stellen die Punkte dar, an welchen die definitiven sekretorischen Endstücke aussprossen. Hier besteht also ein Unterschied zwischen

dem Pankreas der Säugetiere und der Knochenfische. Während bei letzteren der ganze distale Teil der primitiven Schläuche zu sekretorischen Teilen wird, bilden sich letztere beim Schaf nur von den erwähnten großen trüben Zellen aus, alle übrigen primitiven Schläuche

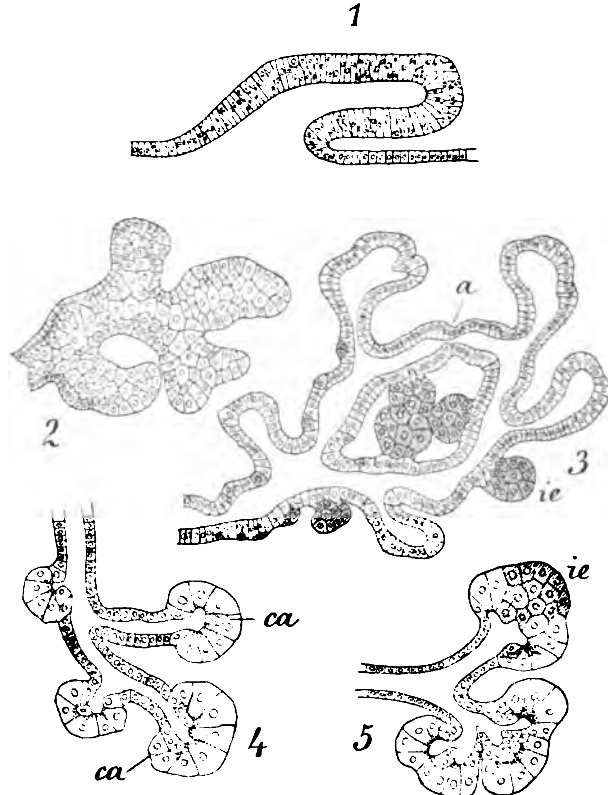


Fig. 133. Schema zur histologischen Entwickelung des Pankreas vom Schaf (nach Laguesse). Bei *a* Anastomosenbildung der Schläuche. *ca* centroacinöse Zellen. *ie* intertubuläre Zellinseln.

formieren Ausführgänge. Die intertubulären Zellhaufen beim Schaf machen komplizierte, noch nicht genügend aufgeklärte Umbildungen durch. Laguesse unterscheidet sie als primäre und sekundäre. Die primären degenerieren, die sekundären bleiben erhalten, werden von reichlichen Blutgefäßen umsponnen und können auch gelegentlich zu secernierenden Endstücken werden.

Die topographische Ausbildung des Pankreas steht in naher Beziehung zum Darmkanal, der Leber und den großen Gefäßen, denn das Pankreas ist in seiner dorsalen Anlage dem dorsalen Mesoduodenum mit seiner ventralen Anlage, wie die erste Anlage der Leber, dem ventralen Mesenterium, resp. dem Septum transversum eingelagert.

Bei Knochenfischen (Forelle und Idus miniatus) hat Göppert geschildert, wie das Pankreas nach rechts zu liegen kommt und dorsal

vom Darmrohr sich ausdehnt (Fig. 129). Bei der Forelle umgiebt es ringförmig den Ductus choledochus, bei Idus verläuft letzterer vor dem Pankreas herab zum Darm. Auch zum Stamm der Vena portae tritt es in Beziehung, längs dessen es sich ausdehnt. Darauf, wie auf spätere Ausbildungen hat LAGUESSE bei der Forelle hingewiesen. Abgesehen von dem kompakten Drüsenkörper des Pankreas, der ringförmig den Ductus choledochus umgiebt, sehen wir von diesem Ring ausgehend Fortsätze in großer Zahl die Pfortader und ihre Aeste begleiten. Einige dieser Ausläufer erreichen die Appendices pyloricae, die sie in reichlichen Massen umspinnen, so daß letztere ganz von Pankreasgewebe umhüllt sind. Bei Crenilabrus setzt sich das Pankreas den Pfortaderästen folgend, sogar in die Leber hinein fort und bildet das, was LAGUESSE als pancréas intra-hepatique geschildert hat. Doch ist dieser Teil des Pankreas vollkommen von der Leber getrennt, indem sich auch eine Fortsetzung der Leibeshöhle hier in der Umgebung der Pfortader in die Leber hinein findet.

Bei Amphibien schildert GÖPPERT die topographische Ausbildung des Pankreas so, daß es mit seinem dorsalen Teil in dem dorsalen Mesenterium liegt, ventralwärts aber sich in das Lig. hepatogastricum bis zur Berührung mit der Leber erstreckt. Im dorsalen Mesenterium kann sich das Pankreas flächenhaft ausbreiten. Kleine, zungenartige Fortsätze der Drüse erstrecken sich gegen die Gallenblase und längs der Vena abdominalis hin. Im dorsalen Mesenterium bildet das Pankreas eine dreieckige Platte, und zwar ist es auch hier in der Umgebung der Vena portae am stärksten entwickelt. Dieses Gefäß umhüllt das Drüsengewebe vollständig. Die Beziehung des Pankreas zu den Venen ist charakteristisch. So findet GÖPPERT bei Menobranchus, daß das Pankreas Lappen aussendet, welche sowohl die Vena mesenterica, als auch die Vena lienalis eine weite Strecke begleiten.

Bei Anuren gestaltet sich der ventrale Teil des Pankreas viel voluminöser als der dorsale. Ferner fand GÖPPERT, daß bei Urodelen der Körper des Pankreas an einer Stelle fest dem Darm angeschlossen ist, während diese Verbindung bei Anuren fehlt. Eine Umwachsung des Ductus choledochus und der Vena portae durch Pankreasgewebe fehlt noch bei Anurenlarven, sie bildet sich erst nach der Metamorphose aus (GÖPPERT).

Bei den Säugetieren ist die Topographie des Pankreas naturgemäß auch durch die Zwerchfellbildung beeinflußt, die ja auch die Leber und den Darm wesentlich in Mitleidenschaft zieht. Die Verbindung der dorsalen und ventralen Pankreasanlage erfolgt in verschiedener Beziehung zum Pfortaderstamm. Während beim Menschen die Vereinigung ventral vom genannten Venenstamm stattfinden soll (SWAEN), wird sie beim Kaninchen (BRACHET) so hergestellt, daß der Venenstamm ringförmig von Pankreasgewebe umfaßt wird.

Bei den meisten Säugetieren liegt späterhin das Pankreas im Mesoduodenum und Mesogastrium, hat also eine dorsale Lage angenommen, ebenso wie beim Menschen. Bei anderen Säugetieren aber, so beim Kaninchen (BRACHET), dehnt es sich in Form unregelmäßiger Züge, sich verästelnd, zwischen den Lamellen des Mesenterium aus, bildet keine feste, einheitliche Masse.

5) Die Entwickelung des Afters.

Die Entwickelung des Afters ist bei allen Wirbeltieren an die Differenzierung des Blastoporus geknüpft. Die Form des Blastoporus in der Reihe der Wirbeltiere ist durch das verschiedene Verhalten des Dotters im Ei in quantitativer Beziehung, wie im Hinblick auf seine Orientierung, eine sehr verschiedene. Doch sind diese Verschiedenheiten nebensächlicher Natur, und wir finden, daß sich im wesentlichen die Ausbildung des aboralen Poles des Wirbeltierkeimes in gleicher Weise vollzieht. Der Blastoporus bleibt nach dem Ablauf des Gastrulationsprozesses noch längere Zeit ein für das Wachstum der gesamten Embryonalanlage sehr wichtiger Vegetationspunkt. Man nahm lange Zeit an, daß er an der Bildung des Afters direkt nicht teilnehme, vielmehr sehr rasch durch Verwachsung seiner Ränder einen völligen Verschluß erfahre. Der After wurde dann als eine Neubildung aufgefaßt, ebenso wie die Bildung der Mundöffnung. In den letzten Jahren hat sich aber herausgestellt, daß der Blastoporus allerdings direkt an der Afterbildung teilnimmt, insofern er bei einigen Formen ganz, bei anderen zum Teil direkt in den After übergeht. Eine bekannte Komplikation der Umbildung des Blastoporus ist dadurch gegeben, daß die Medullarrinne denselben bei ihrer Ausdehnung caudalwärts umwächst und, indem sie sich zum Rohr abschließt, die Oeffnung des Blastoporus von der äußeren Oberfläche abschlösse. wenn nicht an diesem selbst Wachstumsvorgänge eingetreten wären. Durch Verwachsung der seitlichen Urmundlippen wird ein teilweiser Verschluß des Blastoporus und zugleich ein Längenwachstum desselben veranlaßt. Dadurch wird ein ventraler Teil dem Bereich der Medullarrinne entzogen. Der im Medullarrinnenbereich liegende dorsale Teil des Blastoporus vermittelt die Bildung einer in verschiedener Weise kurze Zeit bestehenden Kommunikation des Medullarkanals mit dem Darmrohr, des Canalis neurentericus, während der aus den verwachsenen seitlichen Blastoporuslippen gebildete mittlere Teil das Bildungsmaterial für den Schwanzteil des Organismus enthält. So bleibt das ventrale Ende des Blastoporus noch allein als eine kleine Grube bestehen, und diese wird direkt zum After. Als Gegner der Konkrescenztheorie, wie sie Hertwig aussprach, treten Rabl und Bonnet auf, welche den Blastoporusverschluß nicht durch eine Nahtbildung, sondern durch eine von vorn nach hinten stattfindende Verkleinerung auffassen. Auch unter dieser Beurteilung lassen sich alle Erscheinungen zwanglos deuten, und sie erscheint als die naturgemäßere. Danach stellt der After den letzten Rest des Blastoporus dar.

Es ist hier nicht meine Aufgabe, alle die Umbildungen des Blastoporus zu betrachten, die in wesentlichen Punkten bei der Ausbildung der Keimblätter und der Entwickelung des Centralnervensystens, ferner auch bei der Entwickelung des Schwanzes beteiligt sind und an anderer Stelle Berücksichtigung finden müssen. Hier ist nur darauf einzugehen, soweit der Blastoporus zur Bildung der bleibenden After- resp. Kloakenöffnung in Beziehung steht.

Amphioxus. Bei dieser Form geht nicht der ganze Blastoporus in den After über, sondern sein vorderer Teil wird dadurch, daß er vom Medallurrohr überwachsen wird, von der After-

bildung ausgeschlossen. Nach den Angaben von KOWALEWSKI und HATSCHEK, denen sich O. HERTWIG anschließt, bildet sich auch hier eine von vorn nach hinten fortschreitende Verwachsungsnaht. Aus dem hintersten Teil des Blastoporus geht der After hervor, unmittelbar davor bildet sich die Schwanzknospe. Diese Angaben lassen die Afterbildung in Uebereinstimmung mit dem gleichen Vorgang bei höheren Wirbeltieren, besonders Amphibien, erscheinen. Eine Verwachsung der Urmundränder in einer Nahtlinie ist nach den Angaben HATSCHEK's nur Deutungssache. RABL hat in seinem Vorwort zur Theorie des Mesoderms darauf hingewiesen, daß der Vorgang, wie ihn HATSCHEK schildert, auch ohne Konkrescenz möglich ist, indem eine Verkleinerung des Blastoporus von vorn nach hinten stattfindet. So wird auch von GARBOWSKI und SAMASSA die Bildung einer Gastrularaphe in Abrede gestellt. Nach SAMASSA erfolgt die Verengerung des Urmundes durch Vorrücken seiner Ränder. Das Ueberwachsen der Anlage des Medullarrohrs über den Blastoporus erfolgt anders, als KOWALEWSKI und HATSCHEK dies angaben, sondern das caudale Ende des Medullarrohrs schließt sich erst, nachdem der Blastoporus umwachsen ist, und zwar überbrückt dann das Epithel (Ektoderm), nach hinten wachsend, den Urmund und verschmilzt mit dem Ektoderm der ventralen Urmundlippe. Ein Canalis neurenterius bildet sich nach SAMASSA nicht immer, im Falle er entsteht, findet er sich erst bei Embryonen mit 3 Urwirbeln. Ebenso giebt GARBOWSKI an, daß der Blastoporus sich nicht von allen Seiten zusammenziehe, sondern durch das Nachwachsen der dorsalen Wand von vorn her eingeengt wird. Nach MAC BRIDE liegt der Blastoporus des Amphioxus zuerst auf der linken Seite, um dann dorsalwärts in die Höhe zu rücken infolge starken Wachstums der Blastoporuslippe.

Diese abweichenden Angaben bedürfen noch der Aufklärung, doch füge ich hinzu, daß ROUX und v. DAVIDOFF sich der Anschauung von O. HERTWIG angeschlossen haben.

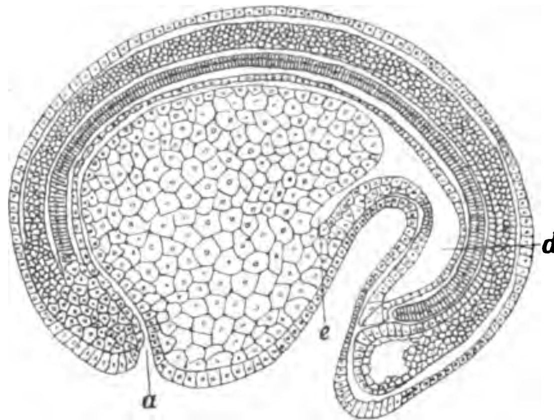


Fig. 134. Medianer Sagittalschnitt eines Embryo von Petromyzon Planeri, 5 Tage alt, nach v. KUPFFER. *d* Vorderdarm. *l* Leberbucht. *a* Blastoporus,-After.

Cyclostomen. In betreff der Cyclostomen sind die Angaben von GÖTTE und v. KUPFFER anzuführen. Sie stimmen darin überein, daß bei Petromyzon der Blastoporus ganz zum After wird (Fig. 134). Da die Medullarrinne den Blastoporus nicht erreicht, bildet sich auch kein Ductus neurentericus aus. Fig. 134 giebt den Beleg für diese Angaben, an deren Richtigkeit nicht zu zweifeln ist. Die Cyclostomen stehen somit in gewissem Gegensatz zu den übrigen Wirbeltieren hinsichtlich der Afterbildung, die hier sehr einfach erscheint. Auch

bei Bdellostoma geht nach den Beobachtungen von Dean der Blastoporus in den After über. Es besteht wenigstens eine kreisrunde Oeffnung am Ende der Medullarrinne, Dean bezeichnet sie als „inferior opening of neurenteric canal“ bei Embryonen mit 54 Urwirbeln, die wohl als Anlage des Afters aufzufassen ist.

Selachier: Eine genaue Schilderung der Afterbildung bei Scyllium canicula verdanken wir Kastschenko: am Caudalende der noch scheibenförmigen Embryonalanlage erheben sich die beiden Randwülste. Zwischen beiden in der Medianebene das Embryo lagern Medullarplatte und Chorda dorsalis fest zusammen. Indem die Randwülste sich erheben, nähern sie sich einander und an der Umbiegungsstelle der Primitivwülste in die Randwülste entwickelt sich jederseits ein Caudallappen. Nun verwachsen die Medullarwülste in der dorsalen, die Caudalwülste in der ventralen Mittellinie. Durch erstere bildet sich das Medullarrohr, durch letztere der Canalis neurentericus und der Schwanzdarm. Der letztere ist demnach eine direkte Fortsetzung des Medullarrohrs. Der Canalis neurentericus ist ein abgeschnürter Teil des Blastoporus. Weiter vorwärts bleibt das Lumen des Hinterdarms an der Ventralfläche des Schwanzes noch einige Zeit lang ventralwärts nach außen offen, aber dann verwächst auch diese Oeffnung und erst bedeutend später erscheint an derselben Stelle der After. Nach dieser Schilderung geht also auch hier der After aus dem der ventralen Urmundlippe entsprechenden Abschnitt des Blastoporus hervor und es zeigen sich die Selachier hierin mit den übrigen Wirbeltieren in Uebereinstimmung.

In Betreff der Ausbildung des Afters bei Dipnoern gebe ich die Darstellungen Semon's von Ceratodus wieder, welche zeigen, daß hier die Ausbildung des Afters aus dem hinteren Teil des Blastoporus gerade so verläuft, wie wir es von Amphibien kennen (Fig. 137).

Auch bei Lepidosiren bildet sich nach Kerr die Afteröffnung aus dem Blastoporus. Kerr giebt an, daß zur Zeit des Ausschlüpfens der After obliteriert und erst nach einigen Wochen wieder bleibend zum Durchbruch kommt.

Die Amphibien sind hinsichtlich der Ausbildung des Afters vielfach untersucht und besonders darum von Interesse, weil hier zuerst die direkte Beteiligung des Blastoporus an seiner Bildung erkannt wurde. Ueber die Umbildung des Blastoporus bei Amphibien liegen Arbeiten vor von Morgan, Kopsch (Axolotl), Götte, Johnson (Triton), Gasser (Alytes), Spencer, Durham, Morgan, Sidebotham, v. Erlanger, Robinson und Asheton (Rana). F. Schanz wies zuerst in Anschluß an die Arbeiten von O. Hertwig die Beteiligung des Blastoporus an der Bildung des Afters nach. Später wurde diese Frage von v. Erlanger, Robinson und Asheton weitergeführt und die Schanz'schen Angaben bestätigt (Fig. 135 und 136). In seiner Abhandlung über: „Urmund und Spina bifida“ hat O. Hertwig die Vorgänge genau geschildert. Er unterscheidet 4 Stadien bei der Afterbildung: Zuerst erscheint er als der hinterste Abschnitt des gesamten Urmundes; im 2. Stadium hat er sich als eine besondere Oeffnung von ihm abgetrennt, da sich die unpaare Schwanzanlage aus dem hinteren Ende des neuralen Abschnitts der Urmundränder gebildet hat. „Eine durchgängige Oeffnung ist an Durchschnitten durch die Aftergegend nicht zu finden, weil die

Wandungen sich unmittelbar berühren". Aeußeres und inneres Keimblatt stehen hier nur vermittelst des mittleren Keimblattes, das hier mit jenen eine einheitliche Zellenmasse darstellt, in Verbindung. Dies ändert sich im 3. Stadium, insofern hier das mittlere Keimblatt sich aus dem Zusammenhang mit den beiden primitiven Keimblättern löst.

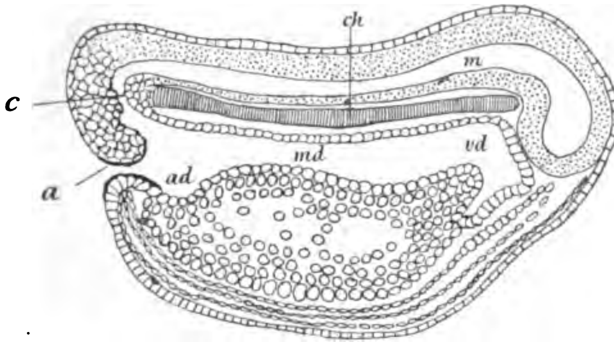


Fig. 135. Längsschnitt eines Embryo von Rana esculenta nach v. ERLANGER. *a* After. *c* Canal. neurentericus. *vd, md, ad* Vorder-, Mittel-, Afterdarm. *m* Medullarrohr. *ch* Chorda.

Die Cölomsäcke haben sich abgeschnürt und geschlossen. Nun besteht noch eine Aftermembran, in deren Bereich das äußere und innere Keimblatt unmittelbar aneinanderschließen. Diese Membran liegt im Grunde einer Aftergrube. Im 4. Stadium kommt es zur Rückbildung der nur durch eine einfache Lage von Ektoderm- und Entodermzellen gebildeten Aftermembran. Der After wird durchgängig, indem in der Mitte der epithelialen Verschlußmembran die Zellen auseinanderweichen.

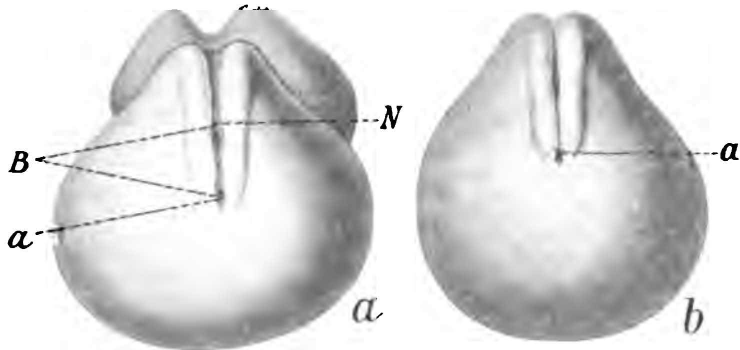
Von der ventralen Schwanzwurzel führt zur Aftergrube eine häufig von seitlichen hohen Falten begrenzte Rinne. Diese schließt sich unter Verwachsung der Falten zu einem ektodermalen Afterrohr von verschiedener Länge. Dies entsteht nach O. HERTWIG nicht nur bei gewissen Missbildungen, sondern auch im normalen Entwickelungsverlaufe.

Nicht immer bildet sich eine Aftermembran, sondern in den Fällen (Missbildungen), in welchen die Höhle des Enddarms vom Grunde der entodermalen Aftergrube weiter entfernt ist, zieht von dieser zu jenem ein epithelialer Zellenstrang, der Afterstrang.

Die Afterbildung von Urodelen stellt sich nach den Angaben von SEDGWICK, MORGAN, ALICE JOHNSON und F. SCHANZ etwas verschieden von Anuren dar. SEDGWICK und A. JOHNSON nehmen noch an, daß der Blastoporus direkt in den After übergehe, SCHANZ dagegen hat die Teilung in einen dorsalen Teil, der den Canalis neurentericus und einen ventralen zum After werdenden Teil erkannt. Ferner nimmt v. ERLANGER an, daß bei Urodelen der ventralste Teil das Blastoporus stets durchgängig sei und nicht erst eine Aftermembran, wie bei Anuren zur Ausbildung komme. Demnach hält v. ERLANGER die Afterbildung bei Anuren gegenüber von Urodelen für sekundär modificiert. Das ändert nichts an dem wesentlichen Vorgang der

Afterbildung, deren Beziehung zum Blastoporus v. O. HERTWIG zusammenfassend dargestellt worden ist.

Bei Gymnophionen ist die Bildung des Afters durch BRAUER in neuester Zeit von Hypogeophis rostratus bekannt geworden. Der



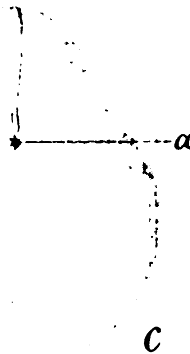


Fig. 136. Afterentwickelung bei Rana esculenta nach v. ERLANGER. *N* Neuroporus. *B* Blastoporus. *a* After.

Vorgang spielt sich wie bei Urodelen ab, insofern auch hier bei den meroblastisch sich entwickelnden Keimen der Blastoporus sich unter seitlicher Verengerung in einen vorderen Canalis neurentericus und hinteren After teilt. Von vorn nach hinten fortschreitend tritt der Verschluß des Blastoporus ein, der hintere Teil, der zum After wird, bleibt stets offen. Die beigefügten Figuren 138 und 139 nach BRAUER veranschaulichen dies.

Bei Sauropsiden vollzieht sich die Afterbildung, wenn wir in der Primitivrinne das Homologon des Blastoporus erblicken in übereinstimmender Weise mit niederen Wirbeltieren. Am hinteren Ende des zur Primitivrinne in die Länge gezogenen Blastoporus bildet sich unter Zusammenschluß von Ekto- und Entoderm die Aftermembran, während das vordere offene Ende der Primitivrinne den Canalis neurentericus (Chordablastoporus) darstellt. (STRAHL, v. KUPFFER, BONNET). Die Ausbildung des Afters wurde ferner von OSTROUMOFF bei Eidechsen (Phrynocephalus helioscopus) unter den Sonderungsvorgängen der Primitivrinne geschildert. Hier besteht an deren vorderen Ende der Kiel, d. i. der Anschluß des Chordaentoderms an das Ektoderm und dieser Punkt entspricht der dorsalen Urmundlippe der Amphibien. Am hinteren (caudalen) Ende der Primitivrinne bildet sich ein kleines Grübchen, die Aftergrube, an deren Grund eine Aftermembran sich findet. Aus dem vorderen Teil des Primitivstreifs gehen die Organe hervor, die an der Rückenfläche des Embryo liegen, während der hintere Abschnitt desselben an die Ventralfläche der Schwanzanlage

des Embryo zu liegen kommt, und dieser Teil schließt nach vorne mit dem After ab. Die Teilung des Gebietes der Primitivrinne vollzieht sich somit auch hier ebenso wie es KASTSCHENKO bei Selachiern schilderte und wie es O. HERTWIG von Amphibien angab. Durch die Ausbildung des Schwanzes wird das hintere Ende der Primitivrinne, welches der ventralen Urmundlippe der Amphibien homolog ist, an die ventrale Fläche der Schwanzanlage gedrängt und an dem gerade vor der Schwanzwurzel gelegenen ursprünglich hinteren, nun aber ventralen Ende bildet sich die Aftergrube mit der Aftermembran, nach deren Schwund der After durchgängig wird. Auch bei Schildkröten spielt sich der Vorgang der Afterbildung nach den Angaben von MITSUKURI in entsprechender Weise ab. Danach besitzt der Blastoporus bei Chelonia in einem frühen Stadium eine hufeisenförmige Gestalt. Der dazwischen liegende Dotterpfropf wird von den Medullarfalten umgriffen, indem diese nach hinten auswachsen. Der Dotterpfropf dehnt sich nach hinten aus, teils unter dem Einfluß der Medullarfalten, teils durch eigenes Wachstum. Er bildet ein Grübchen. Nun bilden sich die zwei Schwanzwülste, wie oben geschildert und verwachsen median. Dabei wird aber das hintere Ende der Primitivrinne nicht erreicht, sondern bleibt frei hinter dem letzteren. Die Afterbildung findet demnach in derselben Weise, wie bei der Eidechse statt. Nach den neuesten Darstellungen von VOELTZKOW spielt sich auch beim Krokodil die Bildung des Afters in gleicher Weise ab.

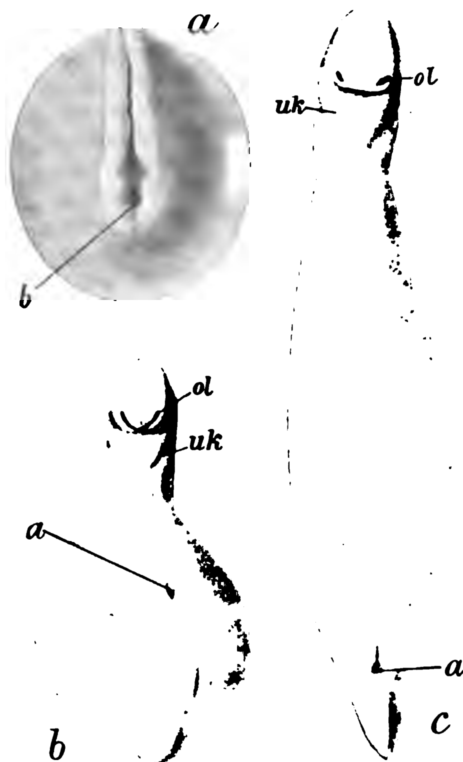


Fig. 137. Afterentwickelung bei Ceratodus, nach SEMON. *b* Blastoporus. *a* After. *ol* Riechgrube. *uk* Unterkieferanlage.

Von den Vögeln ist das Gleiche bekannt geworden (BORNHAUPT, BRAUN und GASSER). Wir kennen die Vorgänge vom Hühnchen, Gans, Ente, Wellensittich u. a. Die Ausbildung der Kloakenöffnung beim Hühnchen ist von GASSER in vortrefflicher Weise geschildert. Am hinteren Ende des Primitivstreifs entsteht sie auch hier. Es hängen Ektoderm und Entoderm an dieser Stelle zusammen. Unter Ausbildung des Schwanzteils des Embryo kommt dieser Punkt an die ventrale Fläche des Schwanzes zu liegen (Fig. 140) und hier treten nun Lücken unregelmäßiger Art zwischen den Zellen des vereinigten

Ektoderms und Entoderms auf. So wird diese trennende Wand allmählich zum Schwund gebracht. Von der ektodermalen Grube aus, die der Kloake entgegenwächst (dem Proctadäum), bildet sich die Bursa Fabricii, dorsalwärts vom Darm (Fig. 142F). Die Eröffnung der Kloake findet erst am 15.—17. Tage statt. Während des 6.—7. Tages kommt es unter Wucherungen des Dickdarmepithels zu vorübergehendem Schwund des Lumens (Fig. 141). Später (am 12. Tag) zeigt sich die Mündung des wieder offenen Enddarms in die Kloake ringförmig eingeschnürt. Die Figg. 140, 141 und 142 zeigen diese Vorgänge im Längsschnitt. Auch vom Vogel Strauß hat Mitrophanow die Sonderung der Primitivrinne geschildert. Wenn M. die Primitivrinne der Vögel für einen sekundären Erwerb hält, so daß nur ihr vorderes Ende dem Blastoporus niederer Wirbeltieren entspreche, so ist das doch wohl so zu verstehen, daß wir in ihr einen in die Länge gezogenen Vegetationsbezirk vor uns haben, an dessen hinterem Ende, wie überall der After zur Ausbildung kommt. Auf den Blastoporus genauer einzugehen ist aber hier nicht meine Aufgabe.

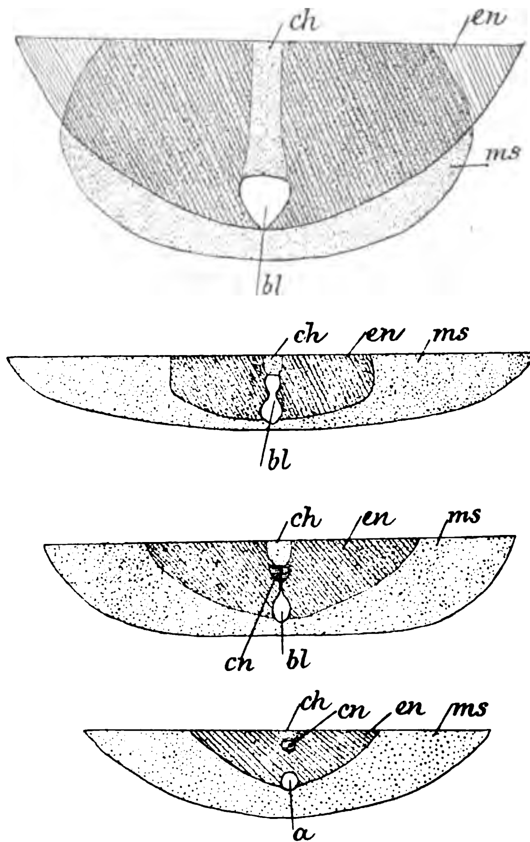


Fig. 138. Dorsale Urdarmwand von Embryonen von Hypogeophis alternans, hinterer Abschnitt. *bl* Blastoporus. *en* onnal. neurentericus. *a* After. *en* Entoderm. *ms* Mesoderm. *ch* Chorda. Nach Brauer.

Säugetiere und Mensch. Kölliker fand beim Kaninchenembryo mit 4 Urwirbeln zuerst die Anlage des Afters am hinteren Ende des Primitivstreifs vor, indem hier Ektoderm und Entoderm sich direkt zusammenschließen und verschmelzen. Zur Eröffnung der Kloake kommt es am 11.—12. Tage. Strahl bestätigte dies und fand, daß im Anfang diese Stelle an der Dorsalfläche der Darmanlage liege, dann aber mit der Ausbildung des Schwanzes ventral zu liegen komme. Später bildet sich dann ein Schwanzdarm aus. Diese Vorgänge spielen sich vom 10.—13. Tage ab. Weitere Angaben wurden von Bonnet an Schaf und Hund, sowie von Keibel am Meerschweinchen gemacht. Das wesentliche Resultat dieser Arbeiten ist, daß der After auch bei Säugetieren aus dem hinteren Ende des zum Primi-

tivstreifen ausgezogenen Blastoporus entsteht, das vordere Ende bildet den Ductus neurentericus. Ueber die Afterbildung des Menschen sind die Angaben von Graf Spee und Keibel aufklärend.

Wir wissen durch Bonnet, daß beim Schaf die Anlage des Afters sehr frühzeitig besteht. Bei Embryonen mit 5 Urwirbelpaaren (16. Tag) besteht bereits eine Aftermembran am hinteren Ende des Primitivstreifs, indem hier Ektoderm und Entoderm zusammenschließen. Mit dem Canalis neurentericus, der den vorderen Teil des Primitivstreifs darstellt, liegt er noch ganz an der dorsalen Fläche der Embryoanlage (Fig. 143). Indem zwischen dem Ductus neurentericus und der Aftermembran die Anlage des Schwanzes sich entwickelt, hebt sich das

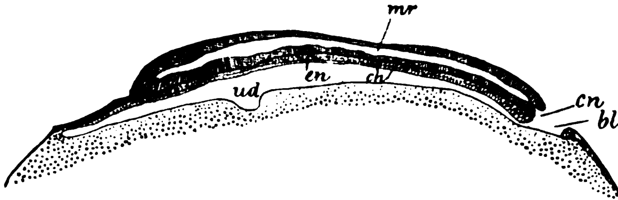


Fig. 139. Medianer Sagittalschnitt eines Embryo von Hypogeophis alternans. *mr* Medullarrohr. *ud* Urdarm. Sonst wie Fig. 138, nach Brauer.

hintere Ende des Embryo von der Keimblase in die Höhe und es rückt die Region der Aftermembran an die ventrale Fläche der Schwanzanlage (Fig. 144). Dies ist bei Embryonen mit 23 Urwirbel-

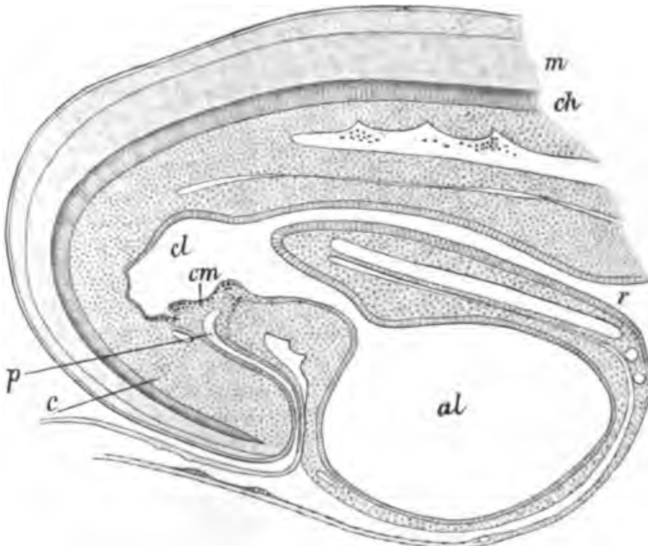


Fig. 140—142. Medianer Sagittalschnitt des Schwanzendes von Hühnchenembryonen, Fig. 140 vom Anfang des 4. Tages, Fig. 141 vom 7. Tag, 142 vom 12. Tag. *r* Rectum. *al* Allantris *cl* Cloake. *p* Proctadäum. *F* Bursa Fabricii. *cm* Cloakenmembran. *m* Medullarrohr. *ch* Chorda. *c* Schwanz. *v* Wirbelsäule. Nach Gasser.

paaren erfolgt (18. Tag). Der Durchbruch der Aftermembran tritt erst etwa eine Woche später ein. Der Unterschied in der Differenzierung der Primitivrinne gegenüber den Sauropsiden besteht nach Bonnet darin, daß beim Schaf Darm und Medullarrohr sich niemals verbinden, indem der Canalis neurentericus bereits schwindet, ehe die Medullarrinne soweit nach hinten sich ausgebildet hat und sich zum Rohre abschließt.

Auch Keibel schilderte die Bildung des Afters bei Kaninchen, Meerschweinchen, Hund und Schaf: Am hinteren Ende des Primitivstreifs bildet sich der ektoblastische Strang, der mit dem Afterstrang, wie ihn O. Hertwig bei Amphibien-Mißbildungen schilderte, übereinstimmt. Derselbe ist gegen das Mesoderm scharf abgegrenzt und zieht vom Ektoderm zum Entoderm. Beim Meerschweinchen tritt dieser Strang viel frühzeitiger auf, als bei anderen Formen und schwindet auch rascher: an seiner Stelle bildet sich der After. Im übrigen geht auch hier der After aus dem hinteren Teil des Primitivstreifs hervor, dessen vorderer Abschnitt den Ductus neurentericus bildet, wie es sich bei allen Wirbeltieren verhält. Den Angaben Keibel's über das Meerschweinchen stehen die Schilderungen von Carius gegenüber, wonach die Aftermembran hier viel später als beim Kaninchen und Schaf auftreten sollen (Strahl), auch soll dieselbe die ganze Länge des Primitivstreifs in frühen Stadien einnehmen. Giacomini beschreibt beim Kaninchen 2 getrennte Verbindungen zwischen Ektoderm und Entoderm im Bereiche des Primitivstreifs: eine vordere als Canalis neurentericus und eine hintere als Canalis analis. Sobald die Primitivrinne im Hensen'schen Knoten sichtbar wird, und sich von diesem nach hinten ausdehnt, erscheint die vordere Kommunikation, der Canalis neurentericus, am 8. Tage, während die ersten Urwirbel sich ausbilden. Etwas später, wenn 6 Urwirbelpaare gebildet sind, entwickelt sich die 2. Kommunikation, der Canalis analis. Beide Verbindungen werden durch eine grübchenförmige Vertiefung des Ektoderms hergestellt, deren Grund sich mit dem Entoderm verbindet. Die hintere Grube muß zu der Verbindung des Ektoderm mit dem Entoderm das hier bereits gebildete Mesoderm erst verdrängen. Die vordere Grube faßt Giacomini als primäre, die hintere als sekundäre Bildung auf. Durch Durchbruch der hinteren Grube entsteht der After.

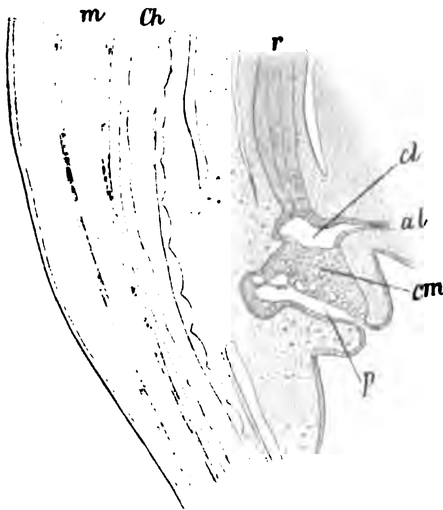


Fig. 141, s. Fig. 140.

Beim menschlichen Embryo bildet sich der After ebenso wie bei andern Säugetieren: Graf Spee beschreibt einen Verbindungsstrang zwischen Ektoderm und Entoderm im Bereich des vorderen

Endes des Primitivstreifens. Er entspricht wohl der vorderen Verbindung, wie sie GIACOMINI beim Kaninchen schilderte. Auch Graf SPEE schildert ihn beim Meerschweinchen und Kaninchen und bezeichnet ihn als neurenterischen Strang. KEIBEL schilderte die Verhältnisse auch bei etwas älteren menschlichen Embryonen: ein solcher von 11,5 mm Nackensteißlänge zeigte bereits einen wohl ausgebildeten Schwanzstummel, in welchem schon 3—6 Schwanzsegmente ausgebildet waren. Der After liegt ventral am vorderen Ende des Schwanzes und ist noch durch eine Aftermembran verschlossen. Auch bei einem älteren Embryo von 20 mm Nackensteißlänge fand KEIBEL den After noch nicht durchgängig, obgleich schon der Damm gebildet war und bereits eine freie Urethralmündung bestand.

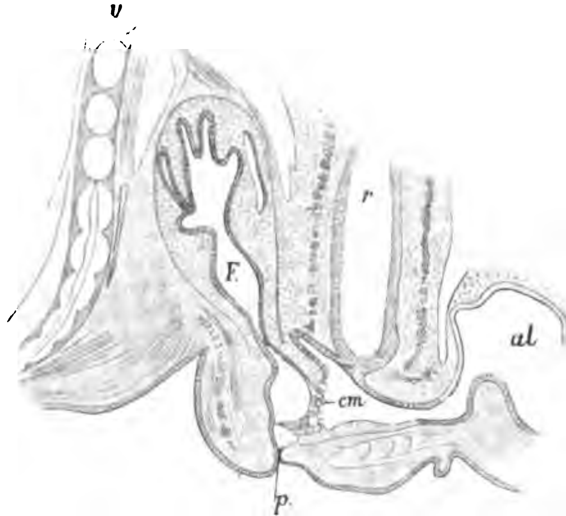


Fig. 142, s. Fig. 140.

Bei Säugetieren und dem Menschen verstreicht später die Kloake und es kommt zur Sonderung der vorderen Urogenital- und hinteren Afteröffnung. Dies steht mit der Differenzierung der äußeren Geschlechtsorgane in Beziehuug und ist bei diesen zu behandeln.

Die Bildung des Afters bis zum Bestehen der Kloakenhaut hat BONNET kürzlich vom Hund geschildert (Fig. 143). Hier entsteht

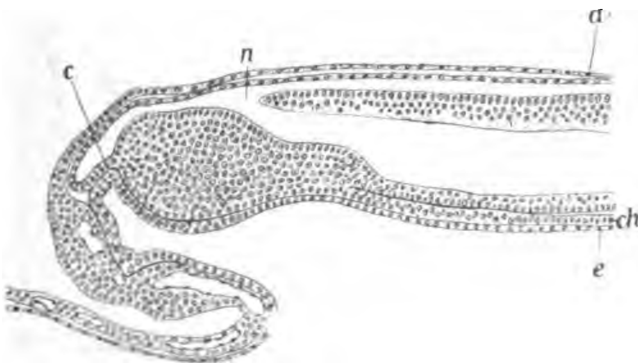


Fig. 143. Medianer Sagittalschnitt durch das Caudalende eines Hundeembryo mit 16 Urwirbeln von 6 mm Länge. *n* caudaler Neuroporus. *C* Kloakenhaut. *a* Amnion. *ch* Chorda. *e* Entoderm. (Nach BONNET.)

letztere spät, bei Embryonen von 8—10 Urwirbelpaaren und zwar nahe dem hinteren Ende des Urmundrinnenrestes. Auch hier löst sich das Mesoderm rings um eine Ektodermverdickung ab und lagert einer entsprechenden Entodermverdickung an, doch besteht kein vom Ektoderm zum Entoderm ziehender Strang wie beim Schaf, sondern Ektoderm und Entoderm sind durch einen Spaltraum voneinander getrennt (Fig. 143). Die Kloakenhaut entsteht am Ende der Urmundrinne oder etwas vor diesem, schließlich geht aber der ganze Rest der Urmundrinne in der sich vergrößernden Cloakenhaut oder der ventralen Urmundlippe auf. Bonnet betont noch besonders, daß das Verschwinden der Urmundrinne und ihrer beiden Lippen nicht durch Verwachsung geschieht: es besteht nie eine Naht, sondern die Urmundrinne verflacht sich und geht im Schwanzknoten auf. Dieser stellt somit von vornherein eine unpaare Bildung dar.

Ueber die spätere Ausbildung der Kloake und die Eröffnung des Afters führe ich die Arbeiten von Retterer und Keibel an (Fig. 145 und 146). Keibel hat die Afterbildung beim Schwein, Meerschweinchen und Menschen genauer geschildert, geht auch auf ältere Stadien ein. Die Oeffnung des Afters beim Schwein erfolgt beim Embryo von 20 mm Länge. Die Bildung und der Durchbruch des bleibenden Afters bei Säugetieren und dem Men-

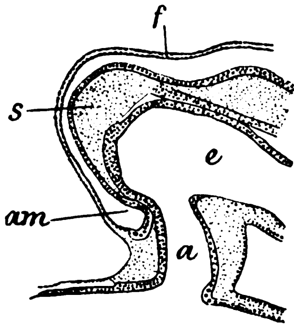


Fig. 144. Medianschnitt des Schwanzendes eines 18 Tage alten Embryo vom Schaf mit 23 Urwirbelpaaren. (Nach Bonnet.) *e* Enddarm. *a* Allantois. *Am* Aftermembran. *s* Schwanzstummel. *f* Amnion.

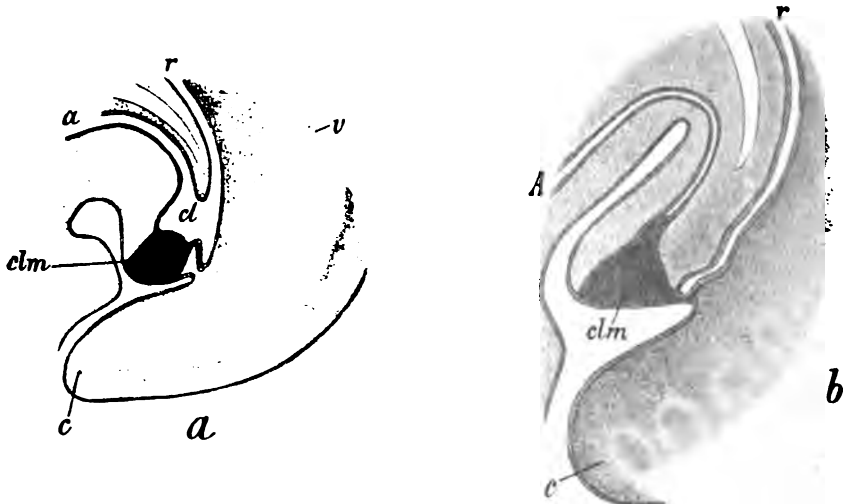


Fig. 145. Medianer Sagittalschnitt eines Embryo: a) eines 13 Tage alten Kaninchens, b) Schwein, 1 cm lang. (Nach Retterer.) *cl* Kloake. *clm* Kloakenmembran. *r* Rectum. *a* Allantois. *v* Wirbelsäule. c Schwanz.

schen stellt nach Retterer und Keibel einen sehr komplizierten Vorgang dar. Vor dem Durchbruch erfolgt schon eine Sonderung der Kloake in eine vordere Urogenital- und hintere Aftermündung unter Ausbildung des Perinaeum. Das letztere wächst als Scheidewand zwischen Mastdarm und Sinus urogenitalis herab und verschmilzt mit der Kloakenhaut: dann tritt die Eröffnung der Urogenitalöffnung früher als die des Afters ein. Es besteht also beim Menschen niemals eine offene Kloake.

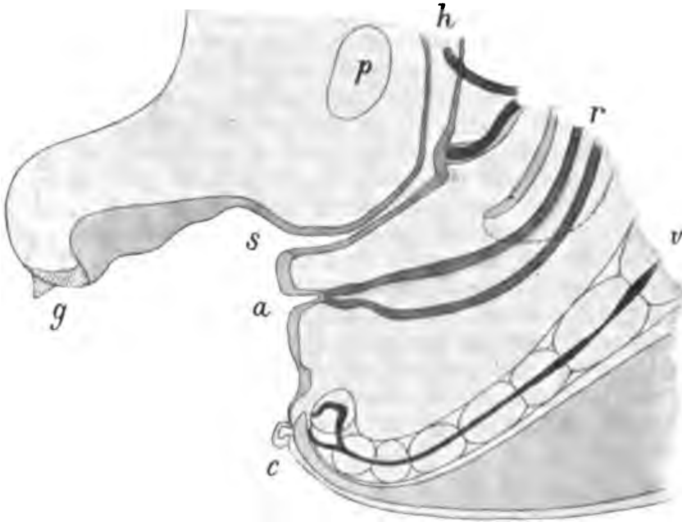


Fig. 146. Medianer Sagittalschnitt eines menschlichen Embryo vom Anfang des 3. Monates. (Nach Keibel.) *s* Sinus urogenitalis. *a* After. *h* Harnblase. *p* Symphyse. *g* Genitalhöcker. Sonst wie Fig. 145.

Nach Keibel wird die entodermale Kloake, welche durch die Kloakenmembran abgeschlossen ist, durch eine frontale Scheidewand in einen dorsalen und ventralen Abschnitt geteilt. Der ventrale Abschnitt sondert sich in verschiedene Teile des Urogenitalapparates, der dorsale bildet den letzten Abschnitt des entodermalen Rectum. Diese Vorgänge sind durch die Abbildungen 145 und 146 veranschaulicht.

6) Die Entwickelung der Mesenterien.

Die Ausbildung der Mesenterien ist einer der kompliziertesten Vorgänge der Entwickelung der Wirbeltiere, sowohl onto- wie phylogenetisch. Sie ist geknüpft an die erste Ausbildung und weitere Sonderung des Cöloms. Bei allen Formen ist ein Kopf- und ein Rumpfcölom zu unterscheiden. Das Kopfcölom (die Parietalhöhle) liegt bei Fischen stets vor dem Rumpfcölom (Pleuroperitonealhöhle), während es von Amphibien an nur embryonal diese Anordnung zeigt, später aber von vorn her in die Pleuroperitonealhöhle zurückgeschoben erscheint. Bei einigen Fischgruppen (Amphioxus, Cyclostomen und einigen Selachiern) kommuniziert es noch mit dem dahinter liegenden Rumpfcölom. Bei Teleostiern hat es sich von ihm abgelöst und

diese Trennung tritt von da an bei allen Wirbeltieren ein. Es stellt die Pericardialhöhle dar. Das Rumpfcölom, das bei Fischen noch ganz einheitlich ist, wird von Amphibien an unter Ausbildung der Lungen in einen vorderen Abschnitt, die Pleura-, und einen hinteren, die Peritonealhöhle, gesondert. Beide hängen aber kontinuierlich zusammen. Das findet sich auch noch bei Reptilien und Vögeln, während es erst bei Säugetieren zu einer völligen Trennung der paarigen Pleura- von der unpaaren Peritonealhöhle kommt.

Diese Verhältnisse stellen sich ferner verschieden dar bei holoblastisch und meroblastisch sich entwickelnden Wirbeltieren. Relativ einfach sind also die Ausbildungsvorgänge des Cöloms noch bei Amphibien, während sie bei amnioten Wirbeltieren sich komplizierter gestalten. Das Cölom ist bekanntlich ausgekleidet von den Parietalplatten des Mesoderms. Diese überkleiden nicht nur die seitliche Rumpfwand, sondern setzen sich auf alle in die Rumpfhöhle eingelagerten Organe fort, die sie nicht nur überziehen, sondern durch Duplikaturen auch mit der Rumpfwand in Verbindung erhalten. Die Organe, um die es sich handelt, sind vor allem der Darmkanal, der in seiner ganzen Länge durch ein dorsales Mesenterium an der hinteren Rumpfwand befestigt wird. Auch an seiner ventralen Fläche in der Medianebene des Körpers findet sich ein solches ventrales Mesenterium, das den Darmkanal an die ventrale Rumpfwand längs der ventralen Mittellinie befestigt. Dieses ventrale Mesenterium erstreckt sich aber nicht, wie das dorsale, über die ganze Länge des Rumpfes, sondern es beschränkt sich auf eine vordere, craniale Strecke und besteht ebenso, in kürzerer Ausdehnung, am Enddarm.

Nicht allein der Darm steht in Beziehung zu diesen Mesenterien, sondern auch seine großen Drüsen, das Pankreas und die Leber. Ferner aber auch die Venen und gerade die letzteren bedingen wohl am meisten die so sehr komplizierten verschiedenen Embryonalzustände der Mesenterien bei Amnioten. Abgesehen davon, daß das Darmrohr in ungleichem Maße und auf verschiedene Weise ein starkes Längenwachstum unter Ausbildung mehrerer Abschnitte zeigt, womit zugleich eine Aenderung seines geraden Verlaufes und eine Verlagerung bedingt ist, sehen wir, daß in der Ausbildung der Venen, die hier in Frage kommen, jedes amniote Wirbeltier drei Stadien in seiner Ontogenese durchläuft: zuerst bilden sich die Venae omphalo-mesentericae aus, dann treten die Venae umbilicales auf und bei der Geburt werden diese eliminiert und es bestehen nur die Intestinalvenen, die sich im Pfortaderstamme vereinigen. Alle diese Venen treten zu verschiedenen Zeiten durch den Pfortaderkreislauf zur Leber in Beziehung. Wir sehen ferner den Stamm der unteren Hohlvene mit der Leber in Verbindung treten, und durch diese Beziehungen werden nicht nur die Mesenterialbildungen beeinflußt, sondern außerdem die Leber und vor allem wieder der Darmkanal, der an bestimmten Punkten, besonders am Duodenalabschnitt, fixiert gehalten wird gerade durch die Beziehung zur Leber und den Blutgefäßen. Bei Säugetieren kommt noch die Ausbildung des muskulösen Zwerchfells hinzu, wodurch die paarige Pleurahöhle von der Peritonealhöhle völlig und dauernd getrennt wird. Da die Entwickelung und Umbildung der genannten Venenstämme, sowie die Entwickelung des Septum transversum und des Zwerchfells an anderer Stelle eine eingehende Behandlung finden, nehme ich nur

soweit auf dieselben Rücksicht, als es für das Verständnis der Mesenterialverhältnisse unerläßlich ist.

Die ersten Sonderungen, welche sich am Cölom vollziehen, sind dargestellt durch die Bildung des Septum transversum. Dasselbe ist in erster Linie durch die am caudalen Ende des Herzschlauches zu diesem tretenden Gefäße eingeleitet, und unter diesen sind es die Ductus Cuvieri, welche die Veranlassung zu Faltenbildungen geben, sowie zu Verwachsungen, die den Beginn der Trennung der Parietalhöhle von den Rumpfhöhlen einleiten. Somit gehören diese Vorgänge eigentlich zum Gefäßsystem, wo sie auch eine genauere Behandlung zu erfahren haben. Wir sehen aber, daß bei den das Cölom betreffenden Umbildungen einen ebenfalls sehr wesentlichen Einfluß das Darmrohr, sowie die Leber spielen und, soweit diese in Frage kommen, ist deshalb auch hier auf die erste Bildung eines Septum transversum einzugehen.

Dabei möchte ich eine Anschauung von allgemeiner Bedeutung hinsichtlich der Beurteilung der Mesenterialbildungen hervorheben. Ich kann in den Mesenterialbildungen nur Hilfseinrichtungen der nachgiebigsten Art erblicken, die sich den Organen, welchen sie zugehören, stets anpassen und keine Selbständigkeit besitzen. Ich hebe dies deshalb hervor, weil gerade ein hervorragender Forscher auf diesem Gebiet, TOLDT, darin einen anderen Standpunkt einnimmt. TOLDT sagt, z. B. der Darmkanal könnte nicht in die Länge wachsen und sich in Schlingen legen, wenn das Mesenterium nicht wüchse, und faßt die Möglichkeit ins Auge, daß das Wachstum des Mesenterium das Primäre sei und das Wachstum des Darmes das Sekundäre. Diesen Standpunkt kann ich nicht teilen. Der Darm ist in diesem Falle stets das wesentliche Organ. Wenn er wächst, so nimmt er das Mesenterium eben mit. In derselben Weise wie dem Darm paßt sich das Gekröse dem Wachstum der Leber, des Pankreas, der Milz und der Gefäße an. Die Fixierung gewisser Darmstrecken an der Rumpfwand ist auch nicht durch das Mesenterium veranlaßt, so z. B. beim Duodenum, sondern lediglich durch die Beziehung zu anderen Organen, speciell den Blutgefäßen und großen Drüsen. Die Gekröse bleiben stets Hilfsorgane, welche besonders die Beziehung der Intestina zum Körper vermitteln, indem sie Blutgefäßen und Nerven den Weg bieten; auch können sie mechanische Bedeutung erhalten, aber stets nur im Sinne von Hilfsorganen. Daß alle wahren Mesenterien nicht bloße Duplikaturen der Serosa darstellen, sondern daß zwischen den beiden Serosalamellen eine eigene bindegewebige Schicht, in der eben die Blutgefäße, Nerven etc. verlaufen, besteht, wurde von TOLDT mit Recht hervorgehoben. Aber auch diese als Membrana propria bezeichnete Schicht ist in gleicher Weise anpassungsfähig wie ihr Serosa-Ueberzug, d. h. sie wächst mit dem wachsenden Darm und bleibt kurz, wenn ein Wachstum des Darmes nicht eintritt. Dabei spielt stets der Darm oder die Leber und andere Organe der Leibeshöhle den Gekrösen gegenüber die aktive Rolle.

Primärer Zustand. Der primitivste Zustand für das gesamte Mesenterium besteht bei holoblastischen Eiern während der Entwickelung des Mesoderms. So sehen wir z. B. bei Amphioxus oder Amphibien, wenn die paarigen Anlagen des gastralen Mesoderms, ventralwärts auswachsend, zwischen Ektoderm und Entoderm herabrücken,

ehe sie sich in der ventralen Mittellinie vereinigen, ein ventrales Mesenterium (freilich noch ohne Membrana propria) durch Kopf und Rumpfabschnitt des Embryo bestehen. Das dorsale Mesenterium bildet sich erst, nachdem die Parietalplatten sich von den Urwirbeln getrennt haben und ventral von der Chorda, dorsal vom Darmrohr gegeneinander rücken. Während nun dorsal meistens das dorsale Mesenterium, nachdem durch Bindegewebe eine Membrana propria zwischen seinen Epithellamellen gebildet wurde, zunächst in ganzer Länge erhalten bleibt, sehen wir, daß ventral in großer Ausdehnung eine Einschmelzung stattfindet, so daß die beiden Cölomsäcke in der ventralen Mittellinie sich miteinander verbinden und die einheitliche Leibeshöhle des Rumpfes bilden. Nur in der Kopfregion unterbleibt die ventrale Vereinigung der beiden Cölomsäcke und hier besteht darum ein ventrales Mesenterium. Zwischen seinen Lamellen bildet sich das Herz aus und dahinter die Leber (Fig. 147). Dies ist wohl der Grund zu seiner Erhaltung. Infolgedessen ist der vordere craniale Teil des Cöloms paarig, bildet die sogenannten Parietalhöhlen, die sich caudalwärts in das einheitliche Rumpfcölom fortsetzen. Während diese Verhältnisse bei holoblastischen Eiern sich direkt ausbilden können, wird bei meroblastischen Eiern die Bildung des dorsalen Mesenteriums zwar nicht wesentlich modifiziert, wohl aber diejenige des ventralen Mesenteriums, ebenso, wie die des gesamten Darmkanals. Erst wenn die Darmrinne sich unter Abhebung des embryonalen Körpers vom Dottersack zum Rohr abgeschlossen hat, kann sich ein ventrales Mesenterium bilden und im Rumpfabschnitt einschmelzen. Da der Kopfteil des Embryo sich zuerst aus dem Dottersack abhebt und mit ihm der Kopfdarm als geschlossenes Rohr bis zur vorderen Darmpforte besteht, so sind auch die Parietalhöhlen und mit ihnen das ventrale Mesenterium des Kopfes zuerst gebildet, gerade jener Teil, in welchem die ersten wichtigsten Komplikationen des Mesenteriums zuerst auftreten. Ich erinnere hier nur an die erste paarige Anlage des Herzschlauches und sein Unpaarwerden unter gleichzeitiger Vereinigung der ventralen beiderseitigen Mesodermlamellen.

Wenn wir im folgenden unser Wissen über die Ausbildung der Mesenterien des Darms und seiner Drüsen betrachten wollen, so ist von vornherein zu bemerken, daß über die Details dieser Vorgänge sehr verschiedene Angaben bestehen und für die Forschung noch ein weites Feld offen liegt.

Wir beginnen mit einer kurzen Betrachtung der ersten Sonderungsvorgänge, die eigentlich in das Gebiet des Gefäßsystems gehört, und wenden uns dann zu den Umbildungen der Mesenterien im Bereich der Pleuroperitonealhöhle.

Septum transversum.

Von dieser Bildung sei zunächst bemerkt, daß sie in früher Entwickelungsperiode ausschließlich durch eine Gefäßbildung veranlaßt ist, daß aber im Anschluß daran auch die Leber Einfluß auf ihre Bildung erhält und daß sie bei allen Wirbeltieren in wesentlich gleicher Form auftritt, nur bei meroblastischen Eiern durch den Dotter ebenso cänogenetisch modifiziert wird, wie die erste Herzanlage.

Für die Cyclostomen ist die Angabe von Götte belangreich, wonach bei Petromyzonten Peritonealbrücken bestehen, welche zur Ueber-

leitung von Stammvenen in den Sinus venosus des Herzens dienen. Es muß also hier am hinteren Ende des Herzschlauchs bereits ein Gebilde entstehen, das dem Mesocardium laterale KÖLLIKER's oder dem lateralen Teil des Septum transversum (HIS, RAVN) entspricht. Man hat es sich vorzustellen als eine an der seitlichen Leibeswand lateromedial herablaufende Falte, die zuerst einen oberen (dorsalen) und unteren (ventralen) freien Rand besitzt. Von dem dorsalen Bereich der rechten Falte erstreckt sich nun caudalwärts eine längsverlaufende weitere Falte, welche von GÖTTE als dorsales Lebergekröse bezeichnet wurde. Dies stimmt mit dem Hohlvenengekröse überein, das nach HOCHSTETTER bei allen Wirbeltieren besteht, die eine untere Hohlvene besitzen.

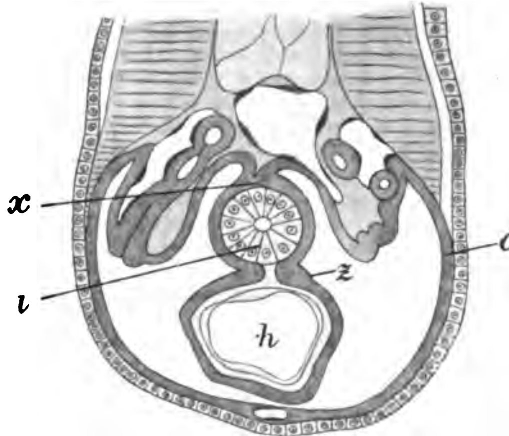


Fig. 147. Querschnitt einer jungen Larve von Petromyzon fluviat. Herzgegend (nach GÖTTE). *x* Dorsales Mesenterium. *i* Darm. *h* Herz. *z* Mesocardium. *c* Cölomepithel.

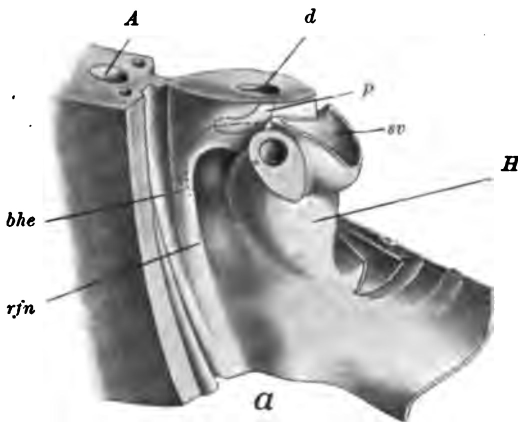
Bei Raja, Urodelen und Anuren, sowie bei Reptilien besteht außer dem dorsalen und ventralen Darmgekröse ein drittes Längsgekröse, welches den rechten dorsalen Rand der Leber mit der Wurzel des dorsalen Darmgekröses verbindet und sich wie bei Säugern und Vögeln noch über die Leber hinaus nach hinten erstrecken kann.

Die Bildung des Septum transversum vollzieht sich bei Amphibien nach GÖTTE ebenso, wie bei Petromyzon. Sie tritt komplizierter auf bei Amnioten, wo sie eine vielfache Bearbeitung erfahren hat (KÖLLIKER, HIS, USKOW, HOCHSTETTER, RAVN, BRACHET, SWAEN, MATHES).

Ich folge hier der Schilderung, die RAVN von der Entwickelung des Septum transversum des Hühnchens giebt, weil sie am einfachsten die Bedeutung dieser Bildung für die Leber zeigt (Fig. 148).

Die erste Teilung des gesamten Cölom erfolgt schon bei Hühnchen, die 29 Stunden bebrütet sind. Hier ist der Kopfteil des Embryo vom Dottersack abgehoben, das Medullarrohr ist noch nicht geschlossen, die Medullarfalten berühren sich gerade. Zur Seite der Kopfdarmhöhle findet man die Parietalhöhlen, welche, ventral durch das ventrale Mesenterium getrennt, caudalwärts jederseits in das Rumpfcölom übergehen. Zwischen den beiden Lamellen des ventralen Mesenterium liegt die gerade unpaar gewordene Anlage des Herzschlauchs. Caudalwärts teilt sie sich vor der vorderen Darmpforte in die beiden Venae omphalo-entericae. Hier ist nun der Punkt, wo die erste Bildung einer Scheidewand des Cöloms auftritt. Die Vena omphalo-enterica verläuft zwischen Splanchnopleura und Entoderm, die Anlage der Vena cardinalis liegt zwischen Somatopleura und

Ektoderm. Nun legen sich in der Gegend der vorderen Darmpforte Somato- und Splanchnopleura (Präcardialplatte nach HIS) jederseits aneinander, verkleben, und es bildet sich eine Verbindung zwischen Kardinalvene und Vena omphalo-enterica aus, die erste Anlage des CUVIER'schen Ganges. Damit ist jederseits ein Mesocardium laterale (KÖLLIKER) entstanden. Dasselbe hat jederseits einen medialen und lateralen freien Rand. Wenn sich nun der Embryo nach hinten weiter vom Dottersack abhebt und die vordere Darmpforte caudalwärts rückt, so wird der mediale zu einem dorsalen freien Rand, der laterale zu einem ventralen freien Rande, und diese Ränder begrenzen Oeffnungen, welche noch von der Parietalhöhle jederseits in die Rumpfhöhle führen. RAVN unterscheidet sie als Recessus parietales, dorsales und ventrales, HIS kannte nur die dorsalen, die er als Recessus parietales bezeichnete. Zu gleicher Zeit verbinden sich der Länge nach die Herzenden der Venae omphalo-entericae. Man kann dies als eine caudalwärts fortschreitende Vereinigung der paarigen Herzanlage betrachten, und damit bildet sich außer den beiden paarigen Teilen des Septum transversum noch ein mittlerer unpaarer Abschnitt.



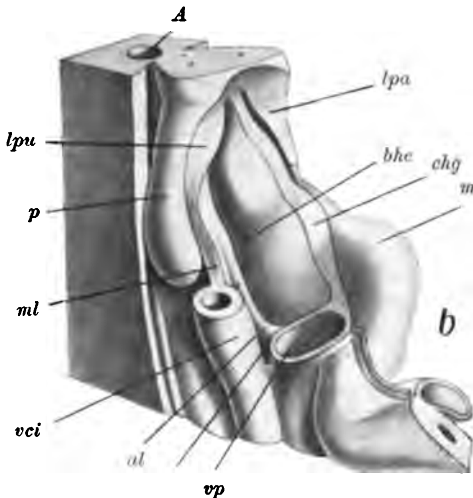


Fig. 148. 2 Modelle vom Hühnchen, Entwickelung der Vena hepatoenterica und des Foramen Winslowi nach RAVN. a) Embryo von 80 Stunden. b) Embryo von 5—6 Tagen, hier Leber abgetragen. *lpu* Lig. pulmonale. *lpa* Lig. pulmonale accessorium. *al* Falte der Art. hepatica. *lhg* Lig. hepato-gastricum. *fW* For. Winslowi, ihm entspricht in a die weite Oeffnung bei *bhe*. *p* Lunge. *vci* Vena cava inf. *bhe* Bursa hepato-enterica. *m* Magen. *H* Leber. *A* Aorta. *d* Darm. *ml* dorsales Lebergekröse. *vp* Vena portae. *sv* Sinus venosus.

RAVN unterscheidet dann in der Folge im ganzen 4 Bestandteile des gesamten Septum transversum: 1) die mittlere Masse desselben: 2) die beiden Mesocardia lateralia; 3) das unpaare, in der Medianlinie gelegene primäre Ventralligament der Leber und 4) die beiden seitlichen Schlußfalten des Septum transversum.

Diese Teile bilden allmählich eine einheitliche Masse. Zuerst schließt sich jederseits der Recessus parietalis ventralis, später erst

der Recessus parietalis dorsalis, was HOCHSTETTER schon früher von der Eidechse und dem Hühnchen geschildert hat.

Dann ist erst die Pericardialhöhle von der Pleuro-peritonealhöhle ganz getrennt. Das tritt aber beim Hühnchen erst ein, nachdem das Septum transversum begonnen hat, sich in seine späteren verschiedenen Bestandteile aufzulösen. Diese sind: ein Teil des späteren Zwerchfells, die Leber mit ihren Gefäßen und ein kleiner Teil des Herzens (Sinus venosus).

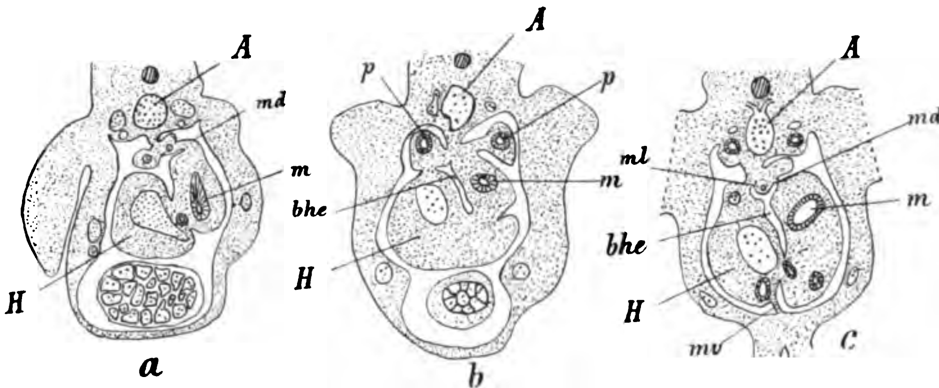


Fig. 149. Querschnitte durch die vordere Bauchgegend des Hühnchens nach RAVN. a) Embryo von 100 Stunden. b) u. c) Embryo von 5—6 Tagen. Bezeichn. s. Fig. 150.

Nach der 60. Stunde treibt die inzwischen hinter dem Herzen entstandene Leberanlage Sprossen in der Umgebung des Sinus venosus, der ventral vom Vorderdarm liegt. Diese Leberschläuche breiten sich mehr und mehr aus und formieren eine voluminöse Masse, welche den caudalen Teil des mittleren Abschnittes vom Septum transversum bilden. Somit hat sich eine Sonderung der mittleren Portion des Septum transversum in einen cranialen und einen caudalen Abschnitt vollzogen. Der craniale enthält nur den Sinus venosus und ist schmächtiger, der caudale, voluminösere enthält die Leberanlage. Letztere wächst nun mächtiger in die Breite aus und besitzt die Form einer plattgedrückten Birne, das stumpfe Ende caudalwärts gerichtet. Indem ferner der craniale Teil, der Sinus venosus, sich ventralwärts ausdehnt, bildet er einen querliegenden Wulst, der durch eine tiefe Rinne von der Leberanlage getrennt ist; er rückt außerdem etwas ventral von letzterer.

Bei S ä u g e t i e r e n findet die Bildung des Septum transversum im wesentlichen in der gleichen Weise statt. Es stellt eine in der Gegend vor der vorderen Darmpforte bestehende Scheidewand zwischen Pericard, das aus den Parietalhöhlen hervorging, und der Pleuroperitonealhöhle dar, deren Bildung beherrscht wird von der Entwickelung der Venae omphalo-entericae, der Ductus Cuvieri und des Sinus venosus (Ductus venosus, HOCHSTETTER). In seinem caudalen Abschnitt bildet sich die Leberanlage von der ventralen Vorderdarmfläche aus. Es bildet nach BRACHET schließlich eine schräge Scheidewand in cranio-caudalem und dorso-ventralem Sinne, die von einer zur anderen Wand des Köpers gespannt ist. An seinem caudalen Ende vereinigt

es sich mit der ventralen Wand der Pericardialhöhle im Niveau der vorderen Darmpforte. An seinem cranialen Ende hat es rechts und links einen freien Rand und hier kommuniziert noch die Pericardial- mit den Rumpfhöhlen durch 2 enge Kanälchen, die Recessus parietales dorsales (His, Ravn).

d) Die weiteren Bildungsvorgänge der Mesenterien in der Gegend der Leber und des Gastroduodenalabschnittes des Vorderdarms.

Indem die Leber sich in den hinteren Teil des Septum transversum, dessen mittlerer Teil zugleich einen Abschnitt des ventralen Mesenteriums darstellt, hinein entwickelt, steht sie dorsalwärts mit dem Darm, ventralwärts mit der vorderen Leibeswand und cranialwärts mit dem hinteren Teil des Sinus venosus in Zusammenhang. Das sind aber nicht die einzigen Verbindungen der Leber, sondern wir sehen bei sämtlichen Wirbeltieren, daß außerdem die Leber durch ein Gekröse, welches von ihrem rechten Rande ausgeht, mit der dorsalen Rumpfwand in Verbindung steht.

Schon bei Petromyzon hat Götte dieses Ligament gefunden und als dorsales Lebergekröse bezeichnet.

Es besteht ursprünglich ein linkes und rechtes Nebengekröse des Septum transversum, welche von Brachet, Ravn und Mathes bei Amphibien genauer beschrieben wurden.

Brachet nennt sie: Mésolatéral droit et gauche, Mathes bezeichnet sie: rechts: Lig. hepato-cavo-pulmonale und links: Lig. hepato-pulmonale (Fig. 150).

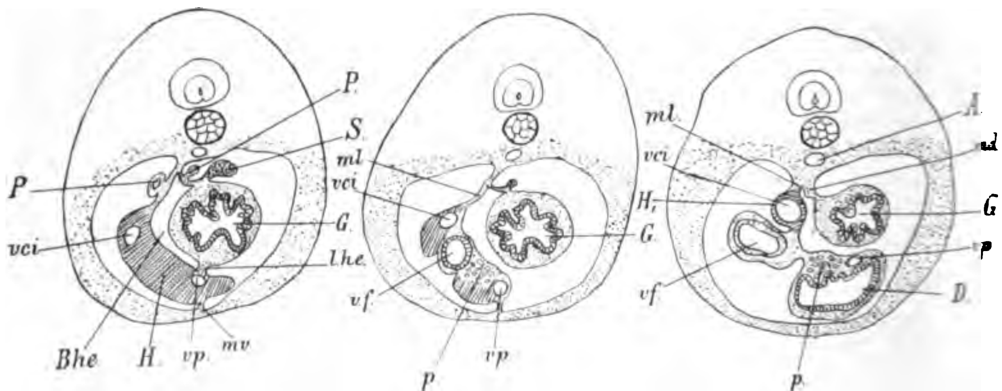


Fig. 150. Querschnitte der Lebergegend einer Salamanderlarve von 28 mm Länge nach Brachet. *G* Magen. *D* Duodenum. *Md* Dorsales Mesenterium. *ml* Dorsales Lebergekröse. *lhe* Lig. hepato-entericum. *mv* Ventrales Mesenterium. *H* Leber. *H,* lobus descendens hepatis. *p* Pankreas. *vf* Gallenblase. *P* Lunge. *A* Aorta. *vci* Vena cava inf. *vp* Vena portae. *bhe* Bursa hepato enterica. *S* Milz.

Die Entwickelung dieser Falten bei Urodelen schildern Mathes und Brachet verschieden, insofern Mathes diese Gebilde von vornherein als Falten entstehen läßt, während Brachet sie sich dadurch zwischen Darm-, Leber- und Lungenanlage ausbilden läßt, daß das Cölom in das zwischen diese Organe eingelagerte Bindegewebe sich

aktiv einbuchtet. Durch die Bildung blinder Buchten (cul de sac) entsteht deren laterale Wand als Lamelle (méso latéral).

Mir erscheint die Bezeichnung von MATHES, welcher das rechte der genannten Bänder als Lig. hepato-cavo-pulmonale und das linke als hepato-pulmonale bezeichnet, deshalb am rationellsten, weil dadurch sofort der charakteristische Unterschied zwischen beiden hervorgehoben wird.

Diese Nebengekröse des Septum transversum entstehen nach MATHES in der Weise, daß von der dorsalen Rumpfwand oder genauer von der lateralen Fläche des dorsalen Darmgekröses eine ventralwärts wachsende Leiste jederseits entsteht, die mit ihrem freien Rande mit der Dorsalfläche der mittleren Masse des Septum transversum verwächst. Diese Verwachsung beginnt cranial und schreitet caudalwärts weiter. Dadurch entsteht zu jeder Seite des Darmes ein Raum als dorsoventraler Längsspalt, der cranialwärts blind geschlossen, caudalwärts aber sich frei in die Cölomhöhle öffnet. Die linke Leiste entsteht später als die rechte und verwächst auch niemals soweit caudalwärts mit der mittleren Masse des Septum transversum. So ist links der genannte Raum viel kürzer als rechts und öffnet sich schon weiter cranialwärts in das Cölom. Diese beiden Räume sind als cranialwärts gerichtete Fortsätze des Cöloms zwischen Darmwand und Nebengekröse schon lange bekannt. Sie wurden verschieden benannt, da sie sich auch in verschiedener Ausbildung finden.

Bei Amphibien (BRACHET und MATHES) sind sie ähnlich, wie beim Hühnchen (HOCHSTETTER, RAVN) ausgebildet, rechts stärker, wie links, doch besitzt auch der linksseitige eine recht ansehnliche Ausdehnung (Fig. 148, 149 und 150). Bei Säugetieren ist der linksseitige Raum nur eben angedeutet, jedenfalls unbedeutend. So kommt es, daß HIS überhaupt nur den rechten Raum benannt hat als Recessus superior sacci omenti. Diese Bezeichnung haben die meisten Untersucher der Säugetiere angenommen. STOSS benannte die beiden Räume: Recessus pleuro-peritoneales, MALL nannte sie Gastric diverticula.

RAVN selbst nennt den rechten Recessus anterior sacci omenti, den linken einfach den linken Recessus.

Die Thatsache, daß die rechte Leiste weiter caudalwärts ausgebildet ist, als die linke und damit auch der rechte Recessus eine größere Ausdehnung gewinnt, findet darin ihre Begründung, daß die rechte Leiste caudalwärts die Vena cava inferior einschließt. Der Verlauf dieser Vene ist der Grund der Bildung dieser caudalen Verlängerung der Falte; links schließt die Falte an der linken Leberhälfte ab. Das caudale Ende des rechten Nebengekröses kann man zweckmäßig als Hohlvenenfalte bezeichnen. So kommen wir auf die MATHES'sche Bezeichnung zurück, die dieser für Amphibien vorschlägt.

Ein wichtiges Stadium ist in jenem Befund dargestellt, wo das rechte Nebengekröse, das Lig. hepato-cavo-pulmonale caudalwärts bis zum Caudalende der Leber sich verlängert hat, während das linke an der cranialen Fläche der Leber sein Ende erreicht. Dies ist beim Hühnchenembryo, der 60 Stunden bebrütet war, vorhanden. Wenn nun die Lungenanlage sich in dieses Nebengekröse hinein ausbildet, so sehen wir, daß dessen mittlerer Teil, welcher die epitheliale Anlage der Lunge aufnimmt, sich mächtig verdickt, während der dorsale und

ventrale Teil schwach bleibt. Der dorsale Teil ist das spätere Ligamentum pulmonale, der ventrale ist das Lig. pulmonale accessorium und verbindet den Lungenflügel mit der Leberanlage. Links endigt das Lig. pulmonale accessorium an der Leber, rechts setzt es sich caudalwärts in die Umhüllung der unteren Hohlvene fort. Dies findet man am Hühnchenembryo vom 5.—6. Tage. Der Teil des rechten Nebengekröses, welcher die untere Hohlvene einschließt, verbindet sich mit der dorsalen Leberfläche, und darauf dringen Leberschläuche in diese Hohlvenenfalte hinein und umwachsen die Hohlvene. So wird der ventrale Teil der Hohlvenenfalte in die Leber aufgenommen. Es bildet sich ein Leberlappen zwischen seinen Lamellen aus, während der dorsale Teil des Hohlvenenbands das dorsale Lebergekröse darstellt (HOCHSTETTER). Das ist die Verbindung der Leber rechterseits mit der dorsalen Rumpfwand, deren Zustandekommen als weitere Verbindung der Leber damit aufgeklärt ist. Die durch die Ausbildung der Leber in das Lig. pulmonale accessorium veranlaßte Verdickung dieses caudalen Abschnittes des Lig. hepato-cavo-pulmonale und links des Lig. hepato-pulmonale hat aber noch eine andere sehr wichtige Bedeutung. Bei Vögeln nur angedeutet, finden wir es bei Säugetieren weiter entwickelt: es bildet die dorsale Zwerchfellanlage: davon später.

Aus den Angaben RAVN's ergiebt sich ferner, daß das Foramen WINSLOWI eine primäre Oeffnung beim Hühnchen darstellt. Es ist die caudale Oeffnung, in welche der rechte Recessus superior (anterior) Sacci omenti (von KLAATSCH als Bursa hepato-enterica bezeichnet) in die Cölomhöhle mündet. Diese Oeffnung wird beim Hühnchen vom 5.–6. Bebrütungstage von folgenden Teilen begrenzt: dorsal vom ventralen Rande der rechten Nebengekrösfalte (Lig. hepato-cavo-pulmonale), ventralwärts von der Dorsalfläche der mittleren Masse des Septum transversum, d. h. der Leber, cranial vom caudalen Rande der lateralen Recessuswand (des rechten Nebengekröses), und caudal vom Boden oder der caudalen Wand des Recessus. Letzterer Rand mag dadurch eine schärfere Abgrenzung erhalten, daß das dorsale Mesenterium unter Ausbildung der Gastro-Duodenalschlinge eine Verlagerung nach links erfährt.

Das Foramen WINSLOWI ändert unter den relativen Wachstumsvorgängen der angrenzenden Organe seine Form, bleibt aber im Wesentlichen erhalten. Man gelangt durch dasselbe in einen Raum, der nicht einfach bleibt, sondern durch eine sagittale Längsfalte, in zwei, miteinander kommunizierende Abschnitte geteilt wird. Die Falte wurde von TOLDT als plica arteriae hepaticae bezeichnet. Der erste Abschnitt, in welchen man durch das Foramen WINSLOWI gelangt, ist der Vorraum. Er liegt rechts von der Medianebene und setzt sich cranialwärts in den Recessus anterior sacci Omenti fort. Der 2. eigentliche Saccus omenti liegt links von jener sagittalen Arterienfalte und bildet den links von der Medianebene gelegenen Saccus omenti majoris oder die Bursa omentalis. Die erwähnte Falte beginnt beim Hühnchen am 4. Bebrütungstage sich zu bilden, am 5.—6. Tage ist sie mächtig entwickelt. Sie wurde von TOLDT in gleicher Weise beim Menschen gefunden, von STOSS beim Schaf, doch soll sie bei letzterem die Vena ventriculo-linealis enthalten.

Bei Säugetieren sind in den letzten Jahren die Veränderungen des Septum transversum nach den Arbeiten von HIS besonders durch

USKOW und RAVN und in jüngster Zeit durch SWAEN und seinen Schüler BRACHET genauer bekannt geworden.

Indem das Darmrohr sich cranio-caudal weiter abschließt, rückt die vordere Darmpforte caudalwärts und entfernt sich vom caudalen Ende des Pericardes. Hier sehen wir nun in dieser Strecke ventral vom Darmrohr zwischen Pericard und vorderer Darmpforte eine beträchtliche Ausbildung von embryonalem Bindegewebe sich vollziehen. In dieses Gewebe hinein (Vorleber) bildet sich die Leber aus, dehnt sich dabei aber auch cranialwärts in die eigentliche mittlere Portion des Septum transversum aus, in welche sich jene Bindegewebsmasse cranialwärts continuirlich fortsetzt.

Die Leberanlage folgt hier den Venae omphalo-mesentericae, ferner einem Teil der Nabelvenen, sowie der caudalen Portion des Sinus venosus; nur auf den ganz cranial gelegenen Teil des Septum transversum, in welchem das craniale Ende dieses Sinus und der Ductus Cuvieri liegen, erstreckt sich die Leber nicht (BRACHET). Ich betone dies, weil demnach auch bei Säugetieren wie bei Vögeln eine craniale und caudale Portion des mittleren Teils des Septum transversum besteht, nur die caudale enthält in der Umgebung der Venenstämme die Leberanlage.

Das Septum transversum hat eine dorsale Oberfläche, an welche sich median die mesenteriale Scheidewand, die das Darmrohr umschließt, anheftet. Nun wachsen die Lungen beiderseits auf der lateralen Fläche des Darmrohrs hervor (HIS, USKOW, RAVN, SWAEN, BRACHET). Die Leber bildet die 3 Lappen, 2 seitliche, die sich in einem mittleren vereinigen. Sie sind beim Kaninchen durch tiefe Einschnitte getrennt (Kaninchen vom 11. Tage), beim Menschen fehlen die Einschnitte (Embryo von 8—10 mm Länge).

Es kommt nun auch hier zur Abtrennung, zunächst der Pericardialhöhle von der Pleuroperitonealhöhle, wie bei niederen Formen, durch Bildung einer Pleuro-pericardialmembran, die zu schildern nicht hierher gehört (sie wurde von HIS zuerst beobachtet, dann von USKOW, LOCKWOOD, RAVN, SWAEN und BRACHET bestätigt). Bei Säugetieren bildet sich aber zugleich mit dieser noch eine, zur späteren Trennung der Pleura von der Peritonealhöhle führende Membran, das dorsale Zwerchfell (USKOW, RAVN, LOCKWOOD, WALDEYER, SWAEN), welchem BRACHET den Namen der Pleuroperitonealmembran gab.

Bei dieser Bildung haben wir an die zuletzt vom Vogel beschriebenen Verhältnisse anzuknüpfen, die ich in Anschluß an MATHES und RAVN schilderte. Dort bestand rechts das Lig. hepato-cavo-pulmonale, links das Lig. hepato-pulmonale. Diese beiden Falten sind identisch mit dem, was BRACHET als Pleuroperitonealmembran bezeichnet. Bei Säugetieren und Menschen wurden sie von HIS, CADIAT, USKOW und LOCKWOOD geschildert. Sie sind beim Kaninchen nach SWAEN in ihren weiteren Umbildungen leichter verfolgbar als beim Menschen.

Beim Kaninchen besteht dieses Gebilde, das Hohlvenen- oder Nebengekröse (mésolateral) nach STOSS, HOCHSTETTER, RAVN, MALL, SWAEN, MATHES, BRACHET, ähnlich wie beim Hühnchen, nur ist es links weniger ausgebildet als beim Hühnchen, bei dem es aber ebenfalls nicht so weit caudalwärts reicht, wie das rechtsseitige Gebilde. Es besteht nach RAVN aus einer dünnen Gewebsmasse, die von der dor-

salen Körperwand ausgeht, von einem mit dem medianen Mesenterium gemeinsamen Punkte. Es verläuft ventralwärts neben dem medianen Hauptgekröse, parallel mit diesem, herab und heftet sich dann auf der dorsalen Oberfläche des Sinus venosus oder des Septum transversum fest. Zwischen ihm und dem medianen Mesenterium besteht der Recessus superior sacci omenti, der cranial blind endigt, caudal sich in die allgemeine Leibeshöhle öffnet, da das Nebengekröse einen caudalen freien Rand besitzt. Indem es nun caudalwärts weiter wächst, heftet es sich auf die dorsale Oberfläche des rechten seitlichen Leberlappens. In dies Gekröse wächst nun auch hier die Lunge hinein. In seinem cranialen Teil bleibt das Gekröse dünn membranartig, aber caudal hinter der Lungenanlage verdickt es sich mächtig nach rechts hin, indem es auf der Leber inserirt und bildet eine Nische, in welche sich das caudale Ende des rechten Lungenflügels hineinlegt. Diese Verdickung des Gekröses wird durch das Einsprossen von Leberschläuchen in dasselbe veranlaßt, es ist dieser ganze Vorgang also auf Rechnung der Leber zu setzen. Dadurch entsteht die caudale Wand der rechten Pleurahöhle.

Da links ein Nebengekröse nicht in gleicher Ausdehnung gebildet wird, spielen sich die geschilderten Vorgänge etwas anders ab als rechts, aber auch hier entwickelt sich eine caudale Pleurawand. RAVN giebt an, daß in der Gegend der Cardia das die mesenteriale Scheidewand und die Cardia umgebende Bindegewebe sich flächenhaft nach links ausbreite, so daß hier ebenfalls eine Nische für die linke Lunge gebildet wird. Wie aber auch hier die Leber eine wesentliche Rolle spielt, hat BRACHET genauer geschildert. Nach links hin legt sich der gerade angedeutete Magenblindsack und hier vermehrt sich beträchtlich das subseröse Bindegewebe der Magenwand. In dieses Bindegewebspolster bilden sich ebenfalls Teile des linken Leberlappens aus, und zwar zwischen Caudalende der Lunge und Magenblindsack. Nun buchtet sich die Cölomwand zwischen Lunge und linkem Leberlappen, sowie zwischen diesem Leberlappen und Cardia ein. Dadurch wird der Magen, sowie die linke Lunge frei und das transversale Bindegewebsseptum, welches den linken Leberlappen zum Teil umschließt, heftet diesen am dorsalen und mittleren Teil des medianen Mesenterium an. So wird ein dorsales und transversales Aufhängeband der Leber, und ferner die caudale Wand der linken Pleurahöhle gebildet.

So sehen wir, daß die Leber durch ihr Wachstum sehr wichtige Bildungsvorgänge beherrscht, die schließlich zur Trennung der Pleura- und Peritonealhöhle führen. Zugleich mit der Leber spielen dabei die Umbildungen ihrer Venen eine große Rolle, auf die hier nicht einzugehen ist. Es kommt damit die Zwerchfellbildung zu Stande, die sich aus einem ventralen unpaaren Teil des Septum transversum und einem hinteren paarigen Teil entwickelt. Dies war schon durch HIS und USKOW im Wesentlichen bekannt geworden, durch SWAEN und BRACHET aber genauer ausgeführt.

Bei der Ausbildung des Zwerchfells kommt nun bei Säugetieren der zwischen rechtem Nebengekröse mit Leber einerseits und dem Darm andererseits gelegene cranialwärts blind endigende Sack caudalwärts vom Zwerchfell, also in die Peritonealhöhle zu liegen. Er stellt die Bursa hepato-enterica KLAATSCH's dar, welche weiterhin wichtige Umbildungen erfährt.

Zuvor ist noch in Kürze auf die definitive Bildung des Ligamentum suspensorium und coronarium hepatis einzugehen. Dies sind Verbindungen, die in ihrer fertigen Gestalt erst spät auftreten. Zuerst, wenn sich die Leber in das Septum transversum hinein entwickelt, steht sie nicht nur mit der ventralen Rumpfwand, sondern auch dorsal mit der hinteren Rumpfwand in breiter Verbindung, ferner ist sie cranialwärts nicht von dem Zwerchfell gesondert. Diese Trennung tritt erst später ein, indem das Cölom von beiden Seiten her zwischen cranialer (ventraler) Leberfläche und dem davor gelegenen nun muskulös gewordenen Zwerchfell eindringt. Dabei hat das Ligamentum suspensorium, wenn auch sekundär in seiner definitiven Form entstanden, doch als direktes Derivat der primitiven Verbindung der ventralen Leberfläche mit der ventralen Bauchwand zu gelten, während das Ligamentum coronarium als hervorgegangen aus der Verbindung der Leber mit dem Ligamentum hepato-cavo-pulmonale, dem lateralen Teil des Zwerchfells, aufzufassen ist (Brachet).

Bursa omentalis und Foramen Winslowi.

Nachdem wir im Vorstehenden die ersten Ausbildungen und weiteren Veränderungen des Septum transversum und damit der Leberligamente kennen gelernt haben, haben wir nunmehr eine Bildung zu betrachten, welche uns vom ventralen zum dorsalen Mesenterium führt, indem beide an seiner Begrenzung teilnehmen. Bei allen Wirbeltieren, von Amphibien an, besteht eine Bursa hepato-enterica. Diese wird links begrenzt durch das dorsale Mesenterium, die rechte Seite des Magen-Duodenum und das Ligamentum hepato-entericum. Die ventrale Abgrenzung geschieht durch die Leber und diese führt zur rechten Begrenzung, die dorsalwärts von der Leber auf das Ligamentum hepato-cavo-pulmonale übergeht und durch dieses zur dorsalen Rumpfwand tritt.

Dieser Raum wurde von Klaatsch für vollkommen abgeschlossen gehalten, so daß seine Kommunikationsöffnungen mit der übrigen Leibeshöhle als sekundäre Durchbrechungen auftreten. Diese Vorstellung war durch verschiedene wichtige Thatsachen begründet: erstens findet man bei urodelen Amphibien vielfache Durchbrechungen im dorsalen Mesenterium, die nur sekundär entstanden sein können. Sie sind bei den verschiedenen Formen sehr ungleich entwickelt. Bald findet sich ein Defekt in großer Ausdehnung zwischen Milz und dorsaler Rumpfwand (Siren) bald besteht hier nur ein kleines rundes Loch (Pleurodeles, Triton), bald ist das dorsale Mesenterium im Bereiche des Vorderdarmes ganz geschlossen (Menobranchus, Salamandra). Dann treten Defekte im dorsalen Mesenterium zwischen Milz und Vorderdarm auf, d. h. ventral von der Milz: so bei Salamandra, Siredon und Menobranchus, während bei Triton und Pleurodeles dieser Teil des dorsalen Mesenteriums ganz geschlossen ist. Bei Cryptobranchus endlich besteht eine Durchbrechung distal von der Milz. Ferner besteht aber bei Urodelen im Ligamentum hepato-entericum keinerlei Oeffnung. Bei Anuren ist sie inkonstant, bei Pipa fehlt sie, bei Rana findet man sie zuweilen, oft fehlt sie auch, bei Bufo findet man sie stets.

Bei dieser Inkonstanz der Verhältnisse in der Gruppe der Amphibien war also Klaatsch völlig im Recht, wenn er diese Durchbrechungen als sekundäre Rarefikationen des Peritoneums auffaßte, auch

das ventral vom Ductus choledochus im Ligamentum hepato-entericum bei manchen Anuren auftretende Loch. Dieses wurde von Klaatsch als Foramen hepato-entericum bezeichnet, weil es an einer Stelle entsteht, wo bei höheren Formen stets die einzige Kommunikationsöffnung der Bursa omentalis mit der übrigenB auchhöhle sich findet, das Foramen Winslowi. Doch ist dieses nicht identisch mit dem zuerst bestehenden Foramen hepato-entericum der Anuren.

War somit Klaatsch vom vergleichend anatomischen Standpunkte aus völlig im Recht, wenn er einen geschlossenen Zustand der Bursa hepato-enterica als primär annahm und alle Durchbrechungen ihrer Wand als sekundäre Rarefikationen des Peritoneums auffaßte, so rechnete er doch nicht mit den Thatsachen der Ontogenie. Die Entwickelungsgeschichte zeigt, und alle Untersucher stimmen darin überein, daß die Bildung der Bursa hepato-enterica so erfolgt, daß an ihrem caudalen Ende eine primäre, in die Cölomhöhle mündende Oeffnung besteht. Es ist dies nicht nur bei Amphibien von Mathes und Brachet in letzter Zeit nachgewiesen worden, es war schon früher von Hochstetter angegeben. Derselbe hat auch beobachtet, daß diese Oeffnung später sekundär zum Verschluß kommt. Es ist für das Zustandekommen der primären Oeffnung gleichgültig, ob die Bildung der Bursa hepato-enterica durch Einstülpung des Cölomepithels nach Brachet entsteht, oder ob das Ligamentum hepato-cavo-pulmonale aktiv von der dorsalen Rumpfwand herabwächst.

Aus den neueren Beobachtungen ergiebt sich ferner, daß diese Oeffnung sich zwar bei Urodelen abschließt, bei Amnioten aber stets offen bleibt und den primitiven Eingang in die Bursa hepato-enterica darstellt.

Klaatsch läßt nun das primäre Foramen Winslowi zwar caudal vom Ductus choledochus sich bilden, aber es bildet nicht das caudale Ende des Ligamentum hepato-entericum. Letzteres wird vielmehr durch die Bildung dieses Loches in einen proximalen (cranialen) Abschnitt,

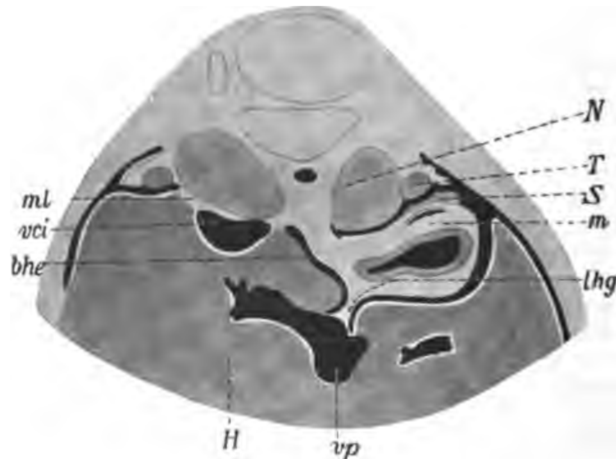


Fig. 151 u. 152. Partieller Querschnitt der Lebergegend eines menschlichen Embryo von 18 mm Länge. (Nach Swaen.) N Niere. T Hoden. S Milz. mgd Mesogastrium dorsale. Anderere Bezeichnung s. Fig. 149 u. 150.

das Ligamentum hepato-gastro-duodenale und einen distalen (caudalen), das Ligamentum hepato-cavo-duodenale, geteilt. Dagegen hat nun MATHES Einsprache erhoben, indem er am primär bestehenden Foramen Winslowi auch zugleich das caudale Ende des Ligamentum hepato-entericum findet. BRACHET ist dem neuerdings zu Gunsten der Ansicht von KLAATSCH entgegengetreten. Nach Letzterem ist das Foramen hepato-entericum zwar ebenfalls eine primitive Oeffnung, aber, wenn ich ihn recht verstehe, bildet sich von ihm auch caudalwärts ein Cölomblindsack aus, der das Ligamentum hepato-entericum vom dorsalen Mesenterium abtrennt, und so entsteht als Fortsetzung jenes Bandes das Ligamentum hepato-cavo-duodenale. Es ist erwiesen, daß das letztere Band schon bei Amphibien besteht und, indem es sich mit dem dorsalen Mesenterium verbindet, das Cavum hepato-entericum caudalwärts abschließt. Ich stelle mich in der Beurteilung dieser Verhältnisse ganz auf den Standpunkt von GEGENBAUR, den auch KLAATSCH einnimmt, daß diese Ligamente und Verbindungen alle im Leben erworben wurden. Die Ontogenese wird hier nicht alles aufklären können. Wir können nur angeben, welche Organe auf die Bildung der verschiedenen Gekröse von Einfluß sind. Das sind, abgesehen vom Darmrohr vor allem die Gefäßstämme, ferner die Leber und von den Amphibien an erhalten auch die Lungen in ihrer Ausbildung darauf Einfluß. Bei Amphibien liegt das craniale Ende der Bursa hepato-enterica am rechten Parietalgekröse, sein caudales Ende am Lobus descendens-hepatis, der auch bei Dipnoern mächtig entwickelt ist. Mit der Reduktion dieses Lappens erfährt auch das caudale Ende der Bursa hepato-enterica eine Verkürzung. Am weitesten caudalwärts ist es bei Siren, am wenigsten bei Anuren entwickelt. Das primäre Foramen hepato-entericum wird nicht zum bleibenden Foramen Winslowi der Säugetiere, sondern letzteres wird durch eine andere im Lumen der Bursa hepato-enterica bereits vorbereitete Oeffnung hergestellt.

Daß die Bursa hepato-enterica beim Vogel, Säugetier und Mensch ebenso besteht, wie bei Amphibien, wurde oben schon ausgeführt. Ich habe auch hervorgehoben, daß man durch ein Foramen hepato-entericum in dieselbe gelangt. Ferner wurde angegeben, daß der Hohlraum durch eine von der hinteren Rumpfwand vorspringende Längsfalte in 2 Abschnitte zerlegt wird, erstens einen Vorraum, der sich cranialwärts in den Recessus superior sacci omenti fortsetzt und zweitens jenseits jener Falte den eigentlichen Saccus omentalis.

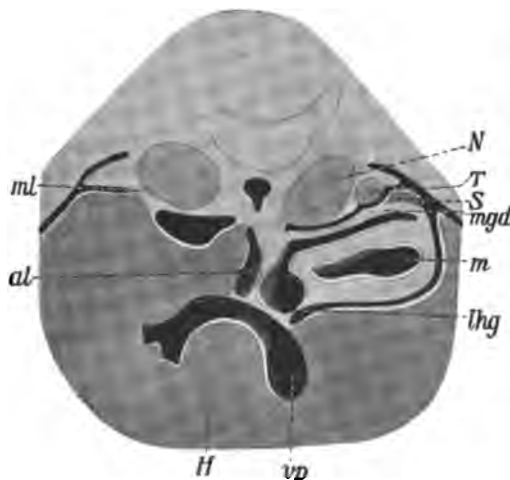


Fig. 152. S. Fig. 151.

Diese verschiedenen Teile entsprechen auch 2 bereits von HIS ange-

gebenen Abschnitten: dem Saccus omenti und dem Recessus superior sacci omenti. Der Letztere ist der zuerst bestehende Teil, während der Saccus omenti sich von diesem aus bildet (Swaen) (Fig. 151 u. 152). Nach Letzterem entsteht das Cavum hepato-entericum bei Kaninchen und Menschen nicht erst mit der Linksdrehung des Magens nach Rechtsbewegung der Leber, sondern besteht schon vorher als ein im vorderen Teil des Mesenterium dorsale unmittelbar vor der Leber und Pankreasanlage nach rechts von der Mittellinie eingesetzter dorso-ventraler Spalt, welcher medial durch das dorsale Mesenterium, lateral durch das Mesenterium laterale (Ligamentum hepato-cavo-pulmonale) begrenzt wird. Letzteres läuft caudalwärts in eine Verlängerung aus. Dies ist offenbar der durch den Lobus descendens hepatis auch bei Amphibien schon bestehende Teil, das Ligamentum hepato-cavo-duodenale Klaatsch's.

Von jenem längsverlaufenden Spalt aus bildet sich nun nach Swaen ein horizontaler, in die Bindegewebsmasse des Mesenterium von rechts nach links eindringender Spalt aus, der hintere Blindsack. Dieser schiebt sich nach vorn zu über den Darm und den rechten Leberlappen und isoliert diese Teile vom dorsalen Mesenterium.

An allen diesen Teilen haben wir nun zu verfolgen, wie sie sich weiterhin entwickeln. Da finden wir, Klaatsch hat das zuerst dargethan, daß das bleibende Foramen Winslowi bei Säugetieren und Mensch sich in der Weise entwickelt, daß das Ligamentum hepato-cavo-duodenale mit der rechten Platte das Mesoduodenum größtenteils verschmilzt. Damit schwindet das Foramen hepato-entericum als solches und die zwischen Ligamentum hepato-gastro-duodenale und Mesoduodenum liegende Oeffnung wird zum bleibenden Foramen Winslowi. Dieselbe lag vorher im Inneren der Bursa hepato-enterica.

Hinsichtlich der Bildung des Foramen Winslowi beim Menschen kommt Toldt zu ganz anderen Resultaten, wie Klaatsch. Auch nach Toldt ist die Oeffnung eine primäre, nicht durch sekundäre Perforation entstanden. Solche finden sich nach Toldt in der Wirbeltierreihe, z. B. im dorsalen Mesenterium der Cyclostomen und Amphibien, sowie im großen Netz der Säugetiere, aber das Foramen Winslowi hat damit nichts zu thun. Ebensowenig aber hat die Plica arteriae hepaticae etwas damit zu thun. Diese liegt vielmehr immer in der Tiefe und zwar an der medialen Grenze zwischem Vorraum des Netzbeutels und diesem selbst, während das Foramen Winslowi nach rechts hin den Netzbeutel gegen die gesamte Bauchhöhle abgrenzt. Nach Toldt steht das Omentum minus durch die Vena portae in direkter Beziehung zum Mesocardium dorsale und sein freier Rand, die craniale und ventrale Begrenzung des Foramen Winslowi entspricht dem freien Rande des ventralen Mesenterium. Ein Ligamentum hepato-cavo-duodenale wie Klaatsch es für den Menschen postuliert, kommt dem Menschen in der Ontogenese nicht zu.

Was nun die weitere Gestaltung der Bursa omentalis betrifft, so ist sie zunächst an die Ausbildung und Verlagerung des Magens geknüpft, ferner aber sehen wir ein Omentum majus durch eigenes Auswachsen des Mesogastrium dorsale sich entfalten. Der erste Anstoß zu dieser Bildung ist durch eine Knickung des dorsalen Mesogastrium geboten, dessen Ursache von Klaatsch in der Ent-

wickelung und Ausbildung der Milz richtig erkannt wurde. Schon bei Kryptobranchus findet sich dies Organ an der genannten Knickungsstelle angeordnet. In derselben Weise hat es KLAATSCH bei Hatteria und Sauriern gefunden. Auch bei Säugetieren erkennt KLAATSCH in der Milz die Ursache der ersten Knickung des dorsalen Mesogastrium und damit den ersten Anstoß zur Bildung des Omentum majus, das nun freilich dann in eigenem Wachstum sich vergrößert, zu der beim Menschen bekannten Ausdehnung.

Hiermit kommen wir zu den Ausbildungsvorgängen des dorsalen Mesenterium.

Das dorsale Mesenterium.

Die Schilderung der hier zu betrachtenden Verhältnisse hat anzuknüpfen an die Beobachtungen von TOLDT und KLAATSCH.

Beide Forscher stehen hier auf dem gleichen Boden.

Es besteht nach TOLDT primär ein dorsales Mesenterium. Es hat seine Bedeutung in der Herstellung einer Verbindung des Darmrohrs mit der Mittellinie der dorsalen Rumpfwand an allen jenen Strecken, wo sich das erstere von der letzteren abgehoben hat. Diese Verbindung ist ein unbedingtes Erfordernis für die Ueberleitung von Gefäßen und Nerven zum Darm. Sie muß daher in der ganzen Wirbeltierreihe in ihren wesentlichen Teilen vorhanden sein. Sie ist es, die sich unter allen Umständen vererben muß. Denselben Standpunkt nimmt KLAATSCH ein und hat für die Wirbeltierreihe wertvolle Thatsachen über die Beziehung zwischen Ausbildung der Darmarterien und des Mesenterium mitgeteilt.

In der Ontogenese eines jeden Wirbeltieres muß ein dorsales Mesenterium in der Anlage bestehen. Es ist dies die Folge der Art und Weise der Ausbildung des gastralen Mesoderms aus dem Entoderm, wie es von O. HERTWIG nachgewiesen wurde. Nachdem sich die Parietalplatten von den Urwirbeln gelöst haben, rücken erstere ventral von der Chorda, dorsal vom Darmrohr zusammen und bilden die Grundlage des dorsalen Mesenterium. Zwischen den beiden epithelialen Lamellen bildet sich die bindegewebige Tunica propria nach TOLDT aus.

Bei Cyclostomen finden wir das Mesenterium dorsale nicht weiter gebildet, sondern es schmilzt in großer Ausdehnung ein, so daß das Darmrohr frei durch die Leibeshöhle verläuft und seine Beziehung zum übrigen Körper am cranialen Ende, hinter dem Kiemendarm liegt (GÖTTE), (vergl. Fig. 147, 125 und 126). Ebenso sehen wir, daß bei Amphibien Perforationen durch Rarefikation des dorsalen Mesenterium in verschiedener Ausdehnung bestehen. So finden wir nach KLAATSCH bei Siren eine über die ganze Strecke des Magens und Duodenum sich erstreckende Durchbrechung des dorsalen Mesenterium, die einen langen Spalt darstellt zwischen Milz und Wirbelsäule. Vom caudalen Teil der Milz an erstreckt sich hier das dorsale Mesenterium ganz gerade herab bis zum Enddarm als Mesorectum. In diesem verlaufen nun von der Aorta die Arteriae mesentericae zum Darm. Bei Siren bestehen sie in großer Zahl in metamerer Anordnung. Bei Derotremen beginnt eine Konzentration, insofern ein oberer Stamm die Aeste für die letzten Darmabschnitte alle übernimmt. Bei Anuren ist diese Konzentration der Darmarterien so weit gediehen, daß eine einzige Arteria coeliaco-mesenterica alle Arterien zu Magen und Darm mit

Leber, Pankreas und Milz abgiebt. Hierdurch sehen wir ein wichtiges Moment für das weitere Verhalten des dorsalen Mesenterium gegeben, das auch für die Entwickelung dieses Gebildes in der Ontogenese der höheren Wirbeltiere Bedeutung erhält. Das Mesenterium dorsale kann unter diesen Umbildungen der Arterien seine ursprüngliche sagittale Anheftung beibehalten, diese kann aber auch in eine mehr transversale Linie übergehen. Durch den einheitlichen Stamm wird gleichsam eine Achse gebildet, um welche die am Darm befestigten Mesenterien eine Drehung vollziehen können, ohne in ihren arteriellen Beziehungen eine Aenderung zu erfahren. Mit der Längenzunahme des Darmes wächst sein Mesenterium, und in dessen Falten verlaufen die Aeste des gemeinsamen Arterienstammes. So entsteht eine Radix mesenterii. Eine solche finden wir bei Anuren.

Bei Reptilien erfolgt die Konzentration der Darmarterien im Anschluß an Urodelen etwas anders als bei Anuren. Bei Hatteria bestehen 2 Arterien, eine Art. coeliaca und eine Art. mesenterica. Dementsprechend besteht bei Hatteria nicht ein einfaches transversales Mitteldarmgekröse, sondern der craniale Teil, dem Duodenum zugehörend, bleibt sagittal und weiter caudal bildet sich eine die Art. mesenterica enthaltende Radix mesenterii, die also vom Vorderdarm weiter entfernt liegt als bei Anuren (Bufo).

Bei Lacertiliern ist zwar die Konzentration der Darmarterien vorhanden, insofern nur 2 Arterien (eine Coeliaca und eine Mesenterica) ausgebildet sind. Da aber das Duodenum freier ist, fehlt die zweite

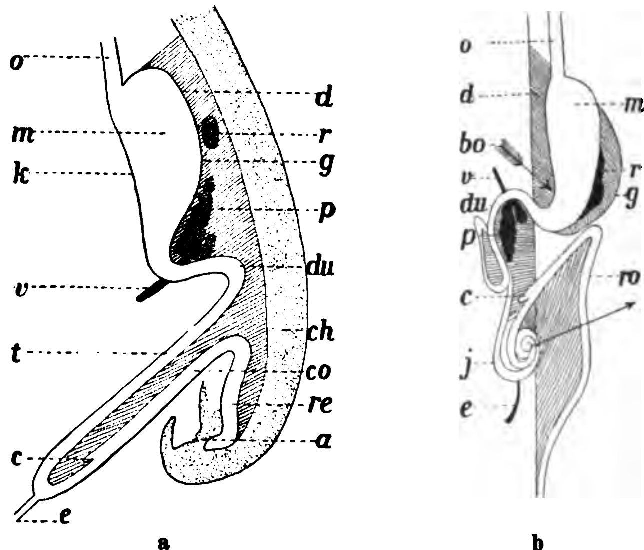


Fig. 153. a) Magendarmkanal mit dem dorsalen Mesenterium vom 4 Wochen alten menschl. Embryo. *o* Oesophagus. *m* Magen. *d* Dorsales Mesogastrium. *r* Milz. *g* Grosse, *k* kleine Curvatur. *du* Duodenum. *p* Pankreas. *v* Gallengang. *t* Dünndarm. *c* Coecum. *e* Dottergang. *co* Colon. *re* Rectum. *a* After. *ch* dorsale Rumpfwand (nach Toldt). b) Magendarmkanal eines Katzenembryo von 2,7 cm Länge (nach Bonnet). *bo* Bursa omentalis. *j* Dünndarmspirale. Sonst wie a.

Voraussetzung zur Bildung einer quergestellten Radix mesenterii, und so erklärt sich, daß hier das dorsale Mesenterium sagittal sich anheftet.

Bei Schildkröten finden wir wieder eine Radix mesenterii, wie bei Anuren und Hatteria. Sie ist hier schon schmäler und vollkommener ausgebildet, als bei letztgenannter Form.

Unter der Ausbildung des Mitteldarmes und seiner Radix mesenterii, die mit einer nach rechts gerichteten transversalen Ausdehnung dieser einhergeht, entwickelt sich eine andere Beziehung des dorsalen Mesenterium. Diese wird beherrscht durch die Ausbildung der Milz. Sie ist dargestellt durch eine Peritonealfalte, die direkt vom Mesoduodenum zum Mesorectum verläuft. KLAATSCH bezeichnet sie als Lig. recto-duodenale.

Bei Säugetieren hebt auch TOLDT die Bedeutung der Arterien des Darmes für die ontogenetischen Gestaltungsvorgänge des dorsalen Mesenteriums hervor. Die Gefäßgebiete entsprechen zugleich den am Darm sich sondernden Abschnitten.

TOLDT findet beim menschlichen Embryo der 4. Woche einen Zustand, den er als primitiven Befund auffaßt (Fig. 153a). Hier besteht bei noch wenig seitlich verschobenem Magen und Duodenum das dorsale Mesenterium so, daß eine linke und rechte freie Fläche zu unterscheiden ist. Die linke Fläche des Magengekröses ist schon dorsal, die linke Fläche des Duodenalgekröses schon ventral geneigt.

In der 6. Woche hat sich nun die Nabelschleife gebildet und die Blinddarmgrenze ist sichtbar. Damit sind 3 Bezirke des dorsalen Mesenteriums unterscheidbar, die 3 verschiedenen Darmabschnitten und 3 verschiedenen Blutgefäßgebieten entsprechen. Das dorsale Mesenterium hat sich noch nicht allzuweit von dem primitiven Zustand entfernt, gestattet aber schon eine Vergleichung mit dem ausgebildeten Zustand (Fig. 153b zeigt dieses Stadium von der Katze).

Der proximale Abschnitt, das Mesogastrium, gehört Magen und Duodenum (Art. coeliaca) an. Der mittlere Abschnitt gehört der Nabelschleife an: Jejuno-ileum, Colon ascendens und transversum (Art. mesenterica superior). Der distale Bezirk gehört dem Colon descendens und sigmoideum, sowie dem Rectum an (Art. mesenterica inf.) Das dorsale Gekröse des Magens setzt sich über den Pylorus auf die Konkavität der Duodenalschlinge fort. In diesem Blättchen liegt der Kopfteil der Pankreasanlage. Aus der rechten dorsal geneigten Fläche dieses Gekröses erhebt sich eine Falte, welche die Beziehungen zur Leber und zum ventralen Magengekröse vermittelt.

Die Grenze des Mesogastrium gegen das mittlere Gekröse (der Nabelschleife) ist nicht scharf, entspricht der Flexura duodenojejunalis.

Nach HIS und BROESIKE geht der untere horizontale und aufsteigende Schenkel des Duodenum aus der Nabelschleife hervor. TOLDT läßt die Pars horizontalis inferior duodeni durch Auswachsen des primitiven Duodenum entstehen, während der letzte aufsteigende Teil dieses Schenkels aus der Nabelschleife sich bildet.

Die Grenze zwischen Nabelschleife und Enddarmstück sahen HIS und TOLDT an der späteren Flexura coli sinistra, während KLAATSCH auch das Colon transversum sich aus dem Enddarmstück entwickeln läßt unter Hinweis auf die Verhältnisse bei Carnivoren.

Wie sich phylogenetisch die Ausbildung der im dorsalen Mesenterium verlaufenden Darmarterien vollzieht, wissen wir durch KLAATSCH. Der primitive Zustand besteht bei Siren und Menobranchus, wo eine

große Anzahl segmental übereinander verlaufender Arterien zum Darm treten. Innerhalb der Gruppe der Amphibien vollzieht sich die Ausbildung einer Art. mesenterica sup., die dann ihrerseits alle die segmentalen Aeste zum Darm abgiebt.

Damit wird das dorsale Mesenterium in seinem oben genannnten mittleren Abschnitt nicht nur cranio-caudal verkürzt, sondern es erhält auch die Möglichkeit, aus seiner ursprünglich longitudinalen Richtung in eine schräge, transversale sich umzubilden, in Anpassung an die Längsausdehnung des Darmes. Bei Säugetier- und menschlichen Embryonen ist nun schon von vornherein dieser mittlere Teil der dorsalen Mesenterialansatzstelle sehr kurz.

Nach TOLDT beruhen, den Zustand des 6-wöchentlichen Embryo als Ausgangspunkt genommen, die weiteren Wachstumsveränderungen des dorsalen Mesenterium 1) auf Vergrößerung seiner Flächenausdehnung, 2) auf Veränderung seiner Lage und 3) auf Veränderung seiner Verbindungen.

Die Vergrößerung der Flächenausdehnung eines Mesenterialabschnittes hängt ab von der Wachstumsintensität des betreffenden Darmabschnittes. Festgeheftete Darmabschnitte wachsen nicht lang aus, ebensowenig ihr Mesenterium (Duodenum). Jejunum und Ileum, sowie das Colon erfahren ein reichliches Längenwachstum. Jejunum und Ileum beim Embryo im Verlauf der 7.—12. Fötalwoche, der Dickdarm aber erst im 4.—5. Fötalmonat.

In Betreff der Lageverschiebungen, welche Dünn- und Dickdarm durchmachen, bezieht sich TOLDT auf die Angaben von MECKEL und JOH. MÜLLER. Die flächenhafte Festheftung gewisser ursprünglich frei beweglicher Darmabschnite an die hintere Bauchwand betrachtet TOLDT als die Folge von Verklebungen, die sich in der Ontogenese vollziehen. Die betreffenden Vorgänge bezeichnet TOLDT folgendermaßen: 1) die Festheftung des axialen Teiles des Magengekröses und des Zwölffingerdarmgekröses, sowie des Mesocolon descendens an die hintere Bauchwand; 2) die Festheftung des Mesocolon ascendens teils an die dorsale Bauchwand, teils an die ventrale Seite des Duodenum; 3) die Festheftung der dorsalen Platte des großen Netzes an die ventrale Fläche des Mesocolon und Colon transversum. Alle diese Anlagerungen und Verbindungen entstehen nach TOLDT durch innige Aneinanderlagerung der Teile, dann tritt eine Verklebung ein, die unter Schwund der peritonealen Epithellamellen in eine definitive Verwachsung übergeht. Nach solcher Verwachsung bleibt die Membrana propria mesenterii aber stets bestehen und wächst mit dem Eingeweide weiter. Flächenausdehnung, Lageverschiebung und Verwachsung nach Verklebung beherrschen die sämtlichen Umbildungen der Mesenterien und damit die Ausbildung der definitiven Lage sämtlicher Baucheingeweide. Ueber den Grund, weshalb gerade an den bezeichneten Stellen eine Verklebung der Peritoneallamellen eintritt, während sonst nirgends eine solche Verklebungstendenz besteht, sind wir noch im Unklaren.

Mit dieser Auffassung steht TOLDT in direktem Widerspruch zu der Beurteilung, unter welcher KLAATSCH diese Vorgänge betrachtet. Nach KLAATSCH sollen Verklebungen nicht vorkommen, sondern es soll z. B. das Colon ascendeus sich dadurch festheften, daß sich der Anfangsteil des Dickdarms in das Mesoduodenum hineinschiebe und sich schließlich in das Ligament. cavo-duodenale ausdehne. Die Fest-

heftung des Colon descendens soll sich bilden, indem sich dieser Darmabschnitt in ein Lig. recto-lienale hineindränge. Es handelt sich hier um subperitoneale Verschiebungen der betreffenden Darmabschnitte.

Für die Entwickelungsvorgänge in der Ontogenese sind die Angaben TOLDT's neuerdings auch durch SWAEN und BRACHET für Kaninchen und Mensch bestätigt worden, und sie bestehen offenbar zu Recht. Bei der weitergehenden Forschung werden aber doch zur Beurteilung der Bildungsvorgänge die Gesichtspunkte, die KLAATSCH für die Entwickelung der Mesenterialverhältnisse hervorgehoben hat, vielfach maßgebend sein müssen, denn der Standpunkt ist auch hier festzuhalten, daß die komplizierten Einrichtungen im Leben erworben werden, die ontogenetische Entwickelung wird stets nur mit Vorsicht hier herangezogen werden dürfen.

Hinsichtlich des Recessus duodeno-jejunalis wendet sich TOLDT aufs energischste gegen KLAATSCH. TOLDT unterscheidet hier zwei durchaus verschiedene Bildungen. Die eine zeigt Beziehungen zur Art. mesenterica sup. und liegt an der rechten Seite der Flexura duodeno-jejunalis. Sie besteht bei Affen nicht konstant. Sie ist als die Folge von Verwachsungsvorgängen zwischen der Flexura duodeno-jejunalis und dem Mesocolon transversum, unter lokaler Abhebung des Peritonealüberzugs des letzteren zu betrachten (WALDEYER, TOLDT).

Sie wurde schon früher von BROESIKE beschrieben und als Recessus intermesocolicus transversus bezeichnet. Hierher gehört auch die von JOUNESCO beschriebene Fossette duodéno-jéjunale ou mésocolique, welche BROESIKE als Recessus duodeno-jejunalis sup. bezeichnete.

Eine andere Tasche findet sich nach TOLDT an der rechten Seite der Pars ascendens duodeni. Sie öffnet sich proximal und hat mit dem Mesocolon nichts zu thun.

Die zweite Recessusbildung liegt auf der linken Seite der Flexura duodeno-jejunalis. Sie besitzt keine Beziehung zur Art. mesenterica sup. Es ist der Recessus duodeno-jejunalis nach HUSCHKE und TREITZ. Seine Bildung steht in Zusammenhang mit der embryonalen Lageverschiebung des Dickdarmgekröses gegen die festgeheftete Flexura duodeno-jejunalis. TOLDT faßt ihn als eine lokale Bildung auf, die mit dem Rec. recto-duodenalis von KLAATSCH nichts zu thun hat. Diesen oder die trichterförmige Einziehung an dieser Stelle hat TOLDT bei Kindern wiederholt gleichzeitig mit einem Recessus duodeno-jejunalis gefunden. TOLDT giebt ferner an, daß der letztere bei Affen als typische Bildung nicht besteht, somit auch nicht vom Menschen von diesen übernommen sein kann, es ist eine bei dem Menschen speciell entstandene Bildung ohne phylogenetische Bedeutung. Diese Verhältnisse bedürfen noch weiterer Aufklärung.

Litteratur

außer den im allgemeinen Litteraturverzeichnis angeführten Schriften.

1. Schlundspalten und Derivate.

Antipa. *Ueber die Beziehungen der Thymus zu den sogenannten Kiemenspaltenorganen bei Selachiern. Anat. Anz. Bd. VIII.* **1892.**

Bartels. *Ueber Kiemengangcysten und Kiemengangfisteln. Diss. Jena* **1890.**

Baum, H. *Die Thymusdrüse des Hundes. Deutsche Zeitschr. f. Tiermedizin Bd. 17, Heft 4. S. 349—354.*

Beard. *The development and probable function of the Thymus. Anat. Anz. Bd. IX.* ***1894.***
— *Beiträge zur Kenntnis der Halsgegend der Reptilien. Bijdragen tot de Dierkunde. Amsterdam* ***1880.***
— *Ueber die Entwickelung der Kiementaschen und Aortenbogen bei den Seeschildkröten. Anat. Anz. Bd. VIII.* ***1892.***
— *Thymuselements of the Spiracle in Raja. Anat. Anz. Bd. XVIII. No. 15/16, S. 359—63.*
van Bemmelen. *Ueber vermutliche rudimentäre Kiemenspalten bei Elasmobranchiern. Mitt. a. d. zool. Stat. z. Neapel. Bd. VI, 2.* ***1885.***
— *Die Halsgegend der Reptilien. Zool. Anz. No. 244.* ***1887.***
— *Die Visceraltaschen und Aortenbogen bei Reptilien und Vögeln. Zool. Anz.* ***1886.***
— *Die Halsgegend der Reptilien. Zool. Anz.* ***1887.***
— *Ueber die Suprapericardialkörper. Anat. Anz. Bd. 4. No. 13.* ***1889.***
Blumreich u. Jacoby. *Experimentelle Untersuchungen über die Bedeutung der Schilddrüse und ihrer Nebendrüsen für den Organismus. Berlin klin. Wochenschr.* ***1896.***
Boas. *Beiträge zur Angiologie der Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. VIII.* ***1882.***
Born. *Ueber die Derivate der embryonalen Schlundbogen und Schlundspalten bei Säugetieren. Ant. f. mikr. Anat. Bd. XXII.* ***1883.***
Brooks. *On the origin of the thyreoid gland. Bull. of the Johns Hopkins Hospital. Med. Soc. Vol. IV, No. 81. S. 47—49.*
Christiani. *Des glandules parathyroidiennes chez la souris et chez le campagnol. Arch. de Physiol norm. et pathol.* ***1893.***
Dohrn. *Studien zur Urgeschichte der Wirbeltiere. Mitt. d. Zool. Stat. z. Neapel.* ***1884*** *und* ***1885.***
Durham. *On persistence of the thyreoglossal duct with remarks on median cervical fistulae and cysts che to embryonic Remnants. British Med. J.* ***1894.*** *S. 801.*
Fischelis. *Beiträge zur Kenntnis der Entwickelungsgeschichte der Glandula thyreoid. und Gland. thymus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXV.* ***1885.***
Froriep. *Zur Entwickelungsgeschichte der Kopfnerven. II. Ueber Kiemenspaltenorgane der Selachierembryonen. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. München* ***1891.***
Garnier, R. v. *Geschichtlicher Ueberblick der Lehre über die Kiemenspalten und -Bogen. Zool. Anz. No. 351 und 352.*
Groschuff. *Bemerkungen zu der vorläufigen Mitteilung von Jacoby: Ueber die Entwickelung der Nebendrüsen der Schilddrüse und der Carotidendrüse. Anat. Anz.* ***1896.***
His. *Schlundspalten und Thymusanlage. Arch. f. Anat. and Phys. Anat. Abt.* ***1889.***
— *Ueber den Sinus praecervicalis und die Thymusanlage. Arch. f Anat and Phys. Anat. Abt.* ***1886.***
— *Der Tractus thyreoglossus und seine Beziehung zum Zungenbein. Arch. f. Anat. und Phys. Anat. Abt.* ***1891.***
Houssay, F. *Ordre de l'apparition des fentes branchiales chez l'Axolotl. Fente branchiale auditive. Société de biologie. No. 24.* ***1890.***
Jacoby. *Ueber die mediane Schilddrüsenanlage bei Säugern. Anat. Anz. Bd. X.* ***1894.***
— *M. Studien zur Entwickelung der Halsorgane der Säugetiere und des Menschen. I. Historisch kritische Betrachtungen über die Entwickelung der Kiemendarmderivate. Diss. Berlin.* ***1895.***
Johnstone. *The Thymus in the Marsupials. Linn. Soc. Journ. Zool. Vol. XXVI.* ***1898.***
Kadyi. *Ueber accessorische Schilddrüsenläppchen in der Zungenbeingegend. Arch. f. Anat. und Physiol. Anat. Abt.* ***1879.***
Kanthak. *The thyreoglossal duct. Journ. of. Anat. and Physiol. Vol. 25. P. II. p. 155—165 I. Teil.*
— *Complete cervicale fistulae. Journal of Anat. and Physiol. Vol. XXVI.*
Kastschenko. *Das Schlundspaltengebiet des Hühnchen. Arch. f. Anat. a. Phys. Anat. Abt.* ***1887.***
— *Das Schicksal der embryonalen Schlundspalten bei Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 30.*
Kohn. *Studien über die Schilddrüse. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 44.* ***1895.***
Kürsteiner. *Epithelkörperchen und Thymusstrang beim Menschen. Korresp. Blatt f. Schweizer Aerzte. Jahrg. 30. No. 20. S. 638—60.*
Liesner. *Ein Beitrag zur Kenntnis der Kiemenspalten und ihrer Anlagen bei amnioten Wirbeltieren. Diss. Dorpat.* ***1889.***
Livini. *Organi del sistema timo tiroideo nella Salamandrina perspicillata. Arch. ital. di Anat. e. Embriol. Vol. I.* ***1902.***
Mall. *The branchial clefts of the dog with special reference to the origin on the Thymusgland. Stad. from the biol. labor. of Johns Hopkins Univers. Vol. IV.*
— *Entwickelung der Branchialbogen und -spalten beim Hühnchen. Arch. f. Anat. und Entwickelungsgesch.* ***1887.*** *1. S. 1—34. 3 Taf.*
Marshall. *The thyreo-glossal duct or Canal of His. Journ. of. Anat. and Physiol. Vol. 26. P. I. p. 94—99.*

Maurer. *Ein Beitrag zur Kenntnis der Pseudobranchien der Knochenfische. Morph. Jahrb.* ***1883.***
— *Schilddrüse und Thymus der Teleostier. Morphol. Jahrb. Bd. XI.* ***1886.***
— *Schilddrüse, Thymus und Kiemenreste bei Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. XIII.* ***1888.***
— *Die Kiemen und ihre Gefäfse bei anuren und urodelen Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. XIV.* ***1888.***
— *Schilddrüse, Thymus und andere Schlundspaltenderivate bei der Eidechse. Morphol. Jahrb. Bd. XXVII.* ***1899.***
— *Schilddrüse, Thymus und sonstige Schlundspaltenderivate bei Echidna. Jenaische Denkschr. VI. Semon, Zool. Forschungsreisen. III.* ***1899.***
de Meuron. *Recherches sur le developpement du thymus et de la glande thyroide. Receuil Zool. Suisse III.* ***1886.***
Mobitz. *Eine einseitige vollständige Halskiemenfistel. Petersburger med. Wochenschr.* ***1887.*** *No. 37, S. 308.*
Müller, W. *Ueber die Hypobranchialrinne der Tunicaten und deren Vorhandensein bei Amphioxus und d. Cyclostomen. Jenaische Zeitschr. Bd. VII.* ***1873.***
— *Ueber die Entwickelung der Schilddrüse. Jenaische Zeitschr. Bd. VI.* ***1871.***
Naue. *Ueber Bau und Entwickelung der Kiemen der Froschlarven. Leipzig* ***1890.***
Nicolas. *Nouvelles recherches sur les organes thyroidiens chez les Rongeurs. Compt. Rend. Soc. Biol. T. 45. N. S. IV.* ***1893.***
— *Glande et glandules thyroides chez les chiroptères. Bull. d. l. Soc. d. Sc. Nancy* ***1893.***
— *Recherches sur les vesicules à épithélium cilié annexées aux dérivés branchiaux. Bibliogr. anat. Nancy.* ***1896.***
— *Nouvelles recherches sur les glandes parathyroides. Bibliogr. Anat. Nancy.* ***1897.***
Otto. *Beiträge zur vergl. Anat. der Gland. thyreoidea und Thymus der Säugetiere. Ber. d. Naturf. Gesellsch. Freiburg. Bd. X.* ***1897.***
Paltauf. *Ueber die Geschwülste der Glandula carotica, nebst einem Beitrag zur Histologie und Entwickelungsgeschichte derselben. Ziegler, Beitr. z. path. Anat. und allgem. Path. Bd. IX.* ***1892.***
Peter. *Die Entwickelung der Schlundspalten bei der Eidechse. Anat. Hefte.* ***1901.***
Piersol. *Ueber die Entwickelung der embryonalen Schlundspalten und ihrer Derivate bei Säugetieren. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 47.* ***1888.***
Platt. *The development of the Thyroid gland and of the suprapericardial Bodie in Necturus. Anat. Anz. Bd. XI.* ***1896.***
Prenant. *Contribution à l'étude de développement organique et histologique du Thymus. La Cellule. T. X.* ***1894.***
— *Les dérivés branchiaux chez l'orvet. Arch. d. physiol. norm. et pathol. T. 28.* ***1896.***
— *Contribution à l'étude de développement organique et histologipue des dérivés branchiaux, Thymus. glandes carotidiennes, Thyriode. C. R. de la soc. de biolog. Sér. 9, T. V. No. 19 u. 23.*
Rabl. *Zur Bildungsgeschichte des Halses. Prager medizin. Wochenschr.* ***1886*** *u.* ***1887.***
Retterer. *Sur le développement des glandes vasculaires. Compt. rend. T. C. No. 26. p. 1596.*
Roud. *Contribution à l'étude de l'origine et de l'évolution de la thyroide latérale et du Thymus chez le campagnol. Bull. de la Soc. Vaudoise d. Sc. natur. Vol. XXXVI.* ***1900.***
Schaffer. *Ueber den feineren Bau der Thymus und deren Beziehung zur Blutbildung. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch. Math.-naturw. Kl. Wien. Bd. CII. Abt. III.* ***1893.***
— *Ueber die Thymusanlage bei Petromyzon Planeri. Sitzungsber. der K. Akad. d. Wissensch. Math.-naturw. Kl. Bd. CIII. Abt. III.* ***1894.***
Schaper. *Zur Histologie der Glandula carotica. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XL.*
— *Ueber die sogenannten Epithelkörper (Gland. parathyreoideae) in der seitl. Nachbarschaft der Schilddrüse und der Umgebung der Carotis der Säuger und des Menschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVI.* ***1896.***
Schneider, A. *Beiträge zur vergl. Anat. und Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. Berlin* ***1889.***
Schulze, F. E. *Ueber die inneren Kiemen der Batrachierlarven. I. Mitteilung. Abh. d. Berliner Akad. d. W.* ***1888.***
Seessel. *Zur Entwickelungsgeschichte des Vorderdarms. Arch. f. Anat. und Physiol.* ***1877.***
Simon. *On the comparative anatomy of thyroid gland. Philosoph. Transact.* ***1844.***
— *Contribution à l'étude de développement organique de la glande thyroide chez les mammifères. Revue biol. de Nord de la France. T. VI.* ***1893—94.***
— *Thyroide latérale et glandule thyroidienne chez les mammifères. Nancy* ***1896.***

Soulié et **Verdun.** *Sur les premiers stades du développement de la thyroide médiane chez les mammifères. Compt. Rend. Soc. Biol.* **1897.**
— *Développement de la thyroide du thymus et du glandules parathyroidiennes chez le lapin et chez la taupe. Journ. de l'Anat. et de la Physiol.* **1897.**
Stieda. *Untersuchungen über die Entwickelung der Glandula thymus, Gl. thyreoidea u. Gl. carotica. Leipzig* **1881.**
Symington. *The Thymus in the Marsupialia. Journ. of Anat. and Physiol.* **1898.**
— *Ueber Thyreoidea, Gland. parathyreoid. und Thymus beim dreizehigen Faultier. Arch. f. Anat. und Phys. Suppl.-Bd.* **1897.**
Tourneux u. **Hermann.** *Sur l'évolution histologique du Thymus chez l'embryon humain et chez les mammifères. Soc. de biolog.* **1887.** *p. 84—87.*
Tourneux et **Verdun.** *Sur les premiers développements de la Thyroide, du Thymus et les glandules parathyroidiennes chez l'homme. Journ. de l'anat. et de la physiol. Bd. XXX.* **1897.**
— *Sur les premiers développements des glandules parathyroidiennes l'homme. Compt. rend. Soc. Biol.* **1896.**
— *Sur les premiers développements et sur la détermination des glandules parathyroidiennes chez l'homme. Ibid.* **1897.**
— *Sur les premiers développements de la thyroide du thymus et des glandules parathyroidiennes chez l'homme. Journ. de l'Anat. et de la Physiol.* **1897.**
Verdun. *Des glandes satellites de la thyroide du chat et des kystes qui en dérivent. Compt. rend. Soc. Biol.* **1896.**
— *Contribution à l'etude des glandules satellites de la thyroide chez les mammifères et en particulier chez l'homme. Thèse de Toulouse.* **1897.**
— *Sur les dérivés de la quatrième poche branchial chez le chat. Compt. rend. Soc. Biol.* **1897.**
— *Dérivés branchiaux chez le poulet. Compt. rend. Soc. Biol.* **1898.**
— *Dérivés branchiaux chez les vertébrés supérieurs. Toulouse* **1898.**
Virchow, H. *Ueber Spritzlochkiemen von Acipenser und ihre Verbindung mit den Kopfgefäßsen. Arch. f. Anat. und Phys. Phys. Abt.* **1890.** *Heft 5.*
Welsh. *Concerning the parathyroid glands. Journ. of Anat. and Phys.* **1898.**
Van Wijhe. *Ueber die Mesodermsegmente und die Entwickelung der Nerven des Selachierkopfes. Verh. d. Akad. d. Wetenschappen. Amsterdam. Bd. XII.* **1883.**
Wölfler. *Ueber die Entwickelung und den Bau der Schilddrüse. Berlin* **1880.**
Zoja. *Sulla permanenze della glandola timo nei fanciulli e negli adolescenti. Boll. scientif. Année VII. No. 1. e R. Istit. Lombard. 26. März* **1885.**

2. Darmkanal.

Addison. *On the topographical Anatomy of the abdominal viscera in man especialy the gastro-intestinal canal. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XXXV. N. S. 15, Part. II and III.* **1901.**
Albrecht. *Ueber die morpholog. Bedeutung der Pharynxdivertikel. Deutsche med. Wochenschr. No. 24.* **1885.**
Ascoli. *Ueber die histologische Entwickelung der menschl. Magenschleimhaut. Verh. d. Anat. Ges. Pavia* **1900.** *Anat. Anz. Ergänzungsh. Bd. 18.* **1900.**
Van Bambeke. *Recherches sur le développement du pélobate brun. Mémoires de l'académie royale de Belgique.* **1868.**
Barth. *Sitzungsber. der K. Akad. d. Wissensch. Wien 58.* **1868.**
Bataillon. *Recherches anatomiques et expérimentales sur la métamorphose des amphibiens anoures. Ann. de l'univ. Lyon. T. II. F. 1. Paris* **1891.**
Beard. *On the development of the common Skate. Raja batis. Rep. Fish Board Edinburgh.* **1890.**
— *On the early development of Lepidosteus osseus. Proceed. of the rogal soc. Vol. 46.* **1889.**
Van Beneden. *Vortrag über s. Unters. über die Blätterbildung, den Chordakanal und die Gastrulation bei Säugetieren (Kaninchen und Vespertilio murinus). Verh. d. Anat. Ges. Würzburg.* **1888.** *Anat. Anz. III. Bd.* **1888.** *S. 709.*
Berry. *On the development of the Villi of the Human. intestine. Anat. Anz. Bd. XVII. Jena* **1900.**
Bersch. *Die Rückbildung des Dottersacks bei Lacerta agilis. Anat. Hefte. Heft 6/7.* **1893.**
Bonnet. *Beiträge zur Embryologie des Hundes. Anat. Hefte. Heft 28—30.* **1897** *und Heft 51.* **1901.**
Brand. *Verh. d. phys.-med. Gesellsch. Würzburg. XI.* **1877.**
Mac Bride. *The early development of Amphioxus. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XL. N. S. No. 160. p. 589.*
Bujour. *Contribution à l'etude de la metamorphose de l'Ammocoetes branchialis en*

Petromyzon Planeri. Revue biolog. de Nord de la France. Année III. ***1891.*** *No. 6 et No. 8.*

Carus. *Lehrbuch der vergl. Zoologie, II. Teil. Leipzig* ***1834.***

Cattaneo. *Sulla formazione della cripte intestinale negli embrioni de Salmo salar. Rendic. del R. Istit. Lombardo di scienze e lettere. Serie II. Vol. XIX.* ***1886.***

— *Islologia e sviluppo de tubo digerente dei pesci. Atti della soc. Ital. di scienze naturali Vol. 28.* ***1886*** *Milano.*

— *Sul tempo e sul modo di formazione delle appendici piloriche nei Salmonidi. Monit. Zool. Ital. Ann. 11. Suppl.* ***1900.***

Cunningham. *On young stages of Teleosteans. Proc. R. Irish Acad. Ser. 3. Vol. V. No. 5. p. 752—753.*

Dittrich. *Ueber zwei seltenere, auf mangelhafte Involution des Duct. omphalo-mesaraicus zu beziehende Darmbefunde. Prager Zeitschr. f. Heilkunde. Bd. VI.*

Edinger. *Ueber die Schleimhaut des Fischdarms nebst Bemerkungen zur Phylogenie der Drüsen des Darmrohrs. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII.* ***1877.***

Ehlers. *Nebendarm und Chorda dorsalis. Nachrichten der kgl. Gesellsch. d. Wissensch. und der Georg Aug.-Univers. Göttingen. Sitz v. 5. Dez.* ***1885.*** *No. 12.*

— *Zur Kenntnis der Eingeweide von Lepidosiren. Nachrichten der kgl. Gesellsch. d. Wiss. Göttingen. Math.-nat. Kl.* ***1895.*** *Heft 1. p. 34—51.*

Felix. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Salmoniden. Anat. Hefte.* ***1897.*** *No. 25/26. S. 251—466.*

Filimowski. *Ueber die Veränderungen innerhalb der Darmepithelschicht von Embryonen an der Grenze zwischen Magen und Duodenum. Anz. d. Akad. d. Wiss. Krakau.* ***1900.***

Fischl, R. *Beiträge zur normalen und pathologischen Histologie des Säuglingmagens. Prager Zeitschr. f. Heilkunde. Bd. XII.*

Fleischmann. *Embryologische Untersuchungen. Heft 1 und 2. Heft 1 Untersuchungen über einheimische Raubtiere* ***1886.*** *Heft 2. a) die Stammesgeschichte der Nagetiere, b) die Umkehr der Keimblätter.* ***1891.*** *Wiesbaden bei Kreidel.*

— *Bemerkungen über den Magen der Rodentia. Morphol. Jahrb. Bd. XVII. S. 408—416.*

Fol. *Description d'un Embryon humain de cinq mm. et six dixièmes. Recueil Zool. Suisse. T. I.* ***1884.***

Fröhlich. *Ein Fall von Jejunum duplex. Diss. Halle.* ***1891.***

Funk. *De Salamandrae terrestris vita, evolutione, formatione tractatus. Berlin* ***1827.***

Garbowsky. *Amphioxus als Grundlage der Mesodermtheorie. Anat. Anz. Bd. XIV. S. 473.*

Gegenbaur, C. *Ueber Cöcalanhänge am Mitteldarm der Selachier. Morphol. Jahrb. Bd. 18.*

Giacomini. *Sulla regressione del sacco vitellino in Sus scrofa. Monitore Zool. Vol. VII. p. 135.* ***1896.***

Giannelli. *Struttura ed istogenesi dell'intestino digestivo nella Seps chalcides. Atti d. R. Accad. d. Fisiocritici in Siena. Ser. 4. Vol. 12. No. 1. S. 11—38.*

Gruber. *Fälle von ungewöhnlicher Stellung der Flexura sigmoides bei rechtsseitiger Lage des Rectums in Erwachsenen. Virch. Arch. Bd. 99. S. 497—499.*

Gundobin. *Der Bau des Darmes bei Kindern. Diss. Moskau.* ***1891.*** *(Russisch.) Referat von Lukjanow.*

Gurwitsch. *Die Vorstufen der Flimmerzellen und ihre Beziehungen zu Schleimzellen. Anat. Anz. Bd. XIX.* ***1901.***

Hardiviller. *Sur l'existence d'un épithelium prismatique simple dans la partie supérieure de l'oesophage de foetus humain. Echo méd. de Nord. Lille* ***1897.***

Hartmann. *Quelques remarques sur le développement et la torsion de l'intestin. Bull. de la soc. anat. Paris. Année LXIV.* ***1889.*** *22. Febr.*

Hatschek. *Zur Entwickelung des Amphioxus. Anat. Anz.* ***1886.*** *No. 11. S. 88.*

Hay. *Observations on Amphiuma and its young. Americ. Naturalist.* ***1888.***

Heidenhain. *Ueber die erste Entstehung der Schleimpfröpfe beim Oberflächenepithel des Magens. Anat. Anz. Bd. XVIII.* ***1900.***

Hopkins. *On the Enteron of American Ganoids. Journ. of Morph. Vol. II.* ***1896.***

Johnson and Sheldon. *Notes on the development of the nerot (Triton cristatus). Quart. Journ. of micr. sc. Vol. XXVI. P. 4. p. 573—589.*

Kantorovicz. *Ueber Bau und Entwickelung des Spiraldarms der Selachier. Inaug.-Diss. Leipzig.* ***1898.***

Kastschenko. *Zur Entwickelungsgeschichte des Selachierembryos. Anat. Anz.* ***1888.*** *No. 16. S. 445—467.*

Keibel. *Studien zur Entwickelungsgeschichte des Schweins. Morphol. Arb. Bd. 3.* ***1894.***

Kopsch. *Homologie und phylogenetische Bedeutung der Kupffer'schen Blase. Anat. Anz. Bd. 17. No. 24 25. S. 497—509.*

Krazowski. *Untersuchungen über die Entwickelung des Omasus. Inaug.-Diss. Dorpat,* **1880.**

v. Langer. *Ueber das Verhalten der Darmschleimhaut an der Ileocöcalklappe nebst Bemerkungen über ihre Entwickelung. Denkschr. d. mathem.-naturw. Cl. der Wienet Akad. d. Wissensch. Bd. 54.*

Lönnberg, Einar und Jägerskiöld. *Ueber das Vorkommen eines Darmdivertikels bei den Vögeln. Verhandl. d. biolog. Vereins z. Stockholm. Bd. III. Heft 3.*

Mall. *Ueber die Entwickelung des menschl. Darms und seiner Lage beim Erwachsenen. Arch. f. Anat. und Phys. Suppl.-Bd.* **1897.**

Martin. *Die Lagerung der Mägen beim Wiederkäuerembryo. Oesterr. Monatschr. f. Tierheilkunde. J. 20. No. 4. S. 145–153.*

— *Die Entwickelung des Wiederkäuermagens und -darms. Schweiz. Arch. f. Tierheilkunde. Bd. 21. Heft 4 und 5.* **1889.** *S. 173—214.*

— *Zur Entwickelung der Bursa omentalis und der Mägen beim Rind. Oesterr. Monatsschrift f. Tierheilkunde* **1889.** *S. 49—61.*

— *Die Entwickelung des Wiederkäuermagens und -darms. Festschrift f. 50-jähr. Doktorjubiläum von Nägeli und Kölliker. Würzburg* **1891.**

Mayer, P. *Ueber den Spiraldarm der Selachier. Mitt. d. Zool. Stat. Neapel. Bd. 12. Berlin* **1897.**

Mehnert. *Gastrulation und Keimblätterbildung der Emys lutaria taurica. Morphol. Arb. I.* **1891.**

de Meuron. *Sur le développement de l'oesophage. Compt. rend. Ac. Sc. Paris T. 102. No. 24. S. 1401—3.*

Minot. *On the solid stage of the large intestine in the Chik with a note on the ganglion coli. The Journ. of the Boston Soc. of med. Sc. Vol. 4.* **1900.**

Mühlmann. *Ueber das Gewicht und die Länge des menschlichen Darmes in verschiedenem Alter. Anat. Anz. Bd. 18. No. 8. S. 303—308.*

Müller, Erik. *Beiträge zur Embryologie des menschl. Foetus. Kongl. Svenska. Vet. Akad. Handlingar. Bd. 29.* **1897.**

— *Drüsenstudien. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 64.* **1898.**

Nestler, K. *Beiträge zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte von Petromyzon Planeri. Arch. f. Naturgesch. 56. Jahrg. Bd. I. 2. Heft. Und vorläufige Mitteilung Zool. Anz. No. 325. S. 11 und 12.*

Neumann, E. *Darmdivertikel und persistierende Dottergefäſse als Ursache von Darmincarcerationen. Internation. Beiträge zu wissensch. Medizin. II. S. 323 - 355. 1 Taf.*

Oppel. *Lehrbuch der vergl. mikr. Anat. I. Teil. Magen.* **1896.** *II. Teil. Schlund und Darm.* **1897.**

— *Verdauungsapparat in Merkel und Bonnet, Ergebn. d. Anat. und Entwickelungsgesch.* **1896, 1900.**

Orr. *Contribution to the embryology of the lizard. Journ. of morphology. Vol. I. Heft 2. S. 211—372.*

Ostroumoff. *Zur Entwickelungsgeschichte der Eidechsen (Phrynocephalus helioscopus). Arb. d. Ges. d. Naturf. a. d. kais. Kasaner Univ. Bd. XIX.* **1888.**

Patzelt. *Ueber die Entwickelung der Dickdarmschleimhaut. Sitzungsber. der kaiserl. Akad. d. Wissensch. Wien.* **1882.**

Peters. *Ueber die Entwickelung der Cäcilien. Monatsber. der königl. Akad. d. Wissensch. Berlin. Juli* **1875.**

Phisalix. *Sur l'anatomie d'un embryon humain de 32 jours. Compt. rend. T. 104. No. 11. p. 799—802.*

Prenant. *Annotations sur le développement du tube digestif chez les mammifères. Journ. de l'Anat. et. de la physiol. Année 27.* **1891.**

Price. *Zur Ontogenie eines Myxinoiden (Bdellostoma Stouti Lockington). Sitzungsber. d. mathem.-physik. Kl. der k. Akad. d. Wissensch. München* **1896.** *Heft 1. S. 69—74.*

— *Some points in the development of a Myxinoid (Bdellostoma Stouti Lockington). Verh. d. Anat. Gesellsch.* **1896.** *S. 81—86.*

Rabl. *Theorie des Mesoderms. Morph. Jahrb. I. Teil. Bd. XV.* **1889.** *II. Teil. Bd. XIX.* **1892.**

Ratner. *Zur Metamorphose des Darmes bei der Froschlarve. Dorpat* **1892.** *Inaug.-Diss.*

Reuter. *Ueber die Entwickelung der Darmspirale bei Alytes Obstetricans. Anat. Hefte. Bd. 13.* **1900.**

— *Ueber die Rückbildungserscheinungen am Darmkanal der Larve von Alytes obstetricans. Anat. Hefte. Heft 45.* **1900.**

Rogie. *Note sur l'évolution de la portion infraduodénale du tube digestif et de son mésentère. Journ. des sciences méd. de Lille. T. II.* **1889.** *p. 121, 145, 169.*

Rollinat et **Trouessart.** *Sur la reproduction des Chauves-Souris. Mém. Soc. zool. France. T. 9. No. 2/3. p. 214.*
de Rouville. *Sur la genèse de l'épithélium intestinal. C. R. de l'Acad. des scienc. de Paris. T. CXX. No. 1. p. 50—52.*
Rückert. *Ueber die Spiraldarmentwickelung von Pristiurus. Verh. d. Anat. Gesellsch. 1896. S. 145—148.*
— *Ueber die Entwickelung des Spiraldarms bei Selachiern. Arch. f. Entwickelungsmechanik. Bd. 4. S. 298—326. 1896.*
Ruffini. *Sullo sviluppo e sul tardivo contegno dello strato Glandulare dello stomaco nella Rana esculenta. Monit. Zool. Ital. Anno X. Suppl. 1899.*
Rusconi. *Histoire naturelle, développement et métamorphose de la Salamandre terrestre. Pavia 1854.*
Sacerdotti. *Sur le développement des cellules mucipares de tube gastro-entérique. A. ital. de Biol. T. 23. F. 1/2. p. 1–12.*
Salvioli. *Quelques observations sur le mode de formation et d'accroissement des glandes de l'estomac. Arch. ital. de biologie T. 14. Fasc. 1 und 2. Atti della R. Accad. delle science di Torino. Vol. 25. Séance d. 9 III. 1896.*
Samassa. *Ueber Furchung und Keimblätterbildung bei Amphioxus.*
Sanfelice. *Sur l'appendice digitiforme (glandes suranales) des Sélaciens. Arch. ital. de biolog. T. XII. p. 222—223.*
Schauinsland. *Weitere Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Hatteria. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 56. Heft 4. p. 747—867.*
Schirman. *Ueber die Rückbildung der Dickdarmzotten des Meerschweichens. Verh. d. phys. med. Gesellsch. Würzburg. N. F. Bd. 32. 1898.*
Schreiner. *Beiträge zur Histologie und Embryologie des Vorderdarms der Vögel. Zeitschrift f. wissensch. Zool. Bd. 68. Heft 4. S. 481—581.*
Schultze, O. *Entwickelung der Keimblätter in der Chorda dorsalis von Rana fusca. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 47. 1888.*
Selenka. *Studien über Entwickelungsgeschichte der Tiere. Wiesbaden, Kreidel.*
Seyfert. *Beiträge zur mikrosk. Anatomie und zur Entwickelungsgeschichte der blinden Anhänge des Darmkanals bei Kaninchen, Taube und Sperling. Inaug.-Diss. Leipzig, 1897.*
Spee, *Graf. Neue Beobachtungen über sehr frühe Entwickelungsstufen des menschlichen Eies. Arch. f. Anat. und Phys. Anat. Abt. 1896. S. 1—30.*
— *Zur Demonstration über die Entwickelung der Drüsen des menschl. Dottersacks. Anat. Anz. Bd. 12. No. 3. S. 76—79.*
— *Ueber Drüsenbildung und Funktion der Dottersackwand des menschl. Embryo. Münchn. mediz. Wochenschr. 1896. No. 33.*
Stöhr. *Ueber Rückbildung von Duodenaldrüsen. Festschr. d. phys.-med. Gesellsch. Würzburg 1899.*
Stoss. *Untersuchungen über die Entwickelung der Verdauungsorgane. Vorgenommen an Schafsembryonen. Inaug.-Diss. Erlangen 1892.*
— *Vergl. anat. Unters. über die Entwickelung des Verdauungskanals der Wiederkäuer. Deutsche Zeitschr. f. Tiermedizin. Bd. XVI.*
— *Zur Entwickelungsgeschichte des Pferdes. Verh. d. Ges. deutscher Naturf. u. Aerzte. München 1899.*
Strahl. *Ueber Dottersackreste bei Reptilien. Anat. Hefte. Bd. III. Heft 3. 1894.*
Stricker. *Plattenmodelle zur Entwickelung von Darm, Leber, Pankreas und Schwimmblase der Forelle. Internat. Wochenschr. f. Anat. und Phys. Bd. XIV. 1899.*
Swenander. *Beiträge zur Kenntnis des Kropfes der Vögel. Zool. Anz. Bd. XXII. No. 583. 1899.*
Tandler. *Zur Entwickelungsgeschichte des menschl. Duodenum in frühen Embryonalstadien. Morphol. Jahrb. Bd. XXIX. 1900.*
— *Ueber die Entwickelung des menschl. Duodenum in frühen Embryonalstadien. Verh. d. Anat. Ges. Pavia. 1900. Ergänzungsh. d. Anat. Anz. Bd. XVIII. p. 42–44.*
Töpfer. *Die Morphologie des Magens der Rodentia. Morphol. Jahrb. Bd. XVII. S. 380—407.*
Tourneux und **Hermann.** *Intestin (Histologie et développement). Dictionnaire encycl. d. sc. méd. Sér. IV. T. XV. 1889.*
Tourneux. *Note sur l'épithelium de la vesicule ombilicale chez l'embryon humain. Compt. rendus hebdom. d. l. soc. d. biol. Sér 9. 1889. T. I. No. 10.*
Vejdovsky. *Ueber die Entwickeluny des Darmepithels. Sitzungsber. d. k. böhm. Ges d. Wissensch. Mathem.-naturw. Kl. 1891. S. 131—146.*
Virchow, H. *Ueber Entwickelungsvorgänge, welche sich in den letzten Bruttagen am Hühnerei abspielen. Verh. d. anat. Gesellsch. z. Berlin 1889.*
Voigt, Julius. *Zur Entwickelung der Darmschleimhaut. Nachr. v. d. k. Gesellsch. d Wissensch. z. Göttingen, math.-naturw. Kl. 1898. No. 4. S. 416.*

Widmer. *Ein Fall von Situs transversus completus regularis, intra vitam diagnostiziert und durch Autopsie erhärtet. Diss. Basel* ***1887.***

Wiedersheim. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte von Proteus augnineus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXV, p. 121—140, 2 Taf.*

— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte von Salamandra atra. Ibid. Bd. XXXVI. p. 469—482. 1 Taf.*

Willey. *The later larval development of Amphioxus. Quart. Journ. of micr. Sc. N. S. No. 126. Vol. XXXII.* ***1891.*** *P. 2. p. 183—234.*

Wittenrood. *Ein Fall von kongenitaler Atresie des Oesophagus mit Tracheo-ösophagealfistel. Inaug.-Diss. Freiburg* ***1899.***

Zimmerl. *Contributo alla conoscenza dell' ontogenisi dello stomaco dei ruminanti. Monit. Zool. Anno 11.* ***1900.***

3. After.

Bonnet. *Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer, gewonnen am Schafei. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* ***1889.*** *p. 1—106.*

— *Ueber die Entwickelung der Allantois und die Bildung des Afters bei den Wiederkäuern und über die Bedeutung der Primitivrinne und des Primitivstreifs bei den Säugetieren. Anat. Anz. Bd. III. No. 4 und 5.* ***1888.***

Bornhaupt. *Untersuchungen über die Entwickelung des Urogenitalsystems beim Hühnchen. Inaug.-Diss. Riga* ***1867.***

Carius. *Ueber die Ausbildung des hinteren Körperendes bei Cavia. Marburger Sitzungsber.* ***1888.*** *No. 2. S. 65—67.*

Cholodkovsky. *Ueber einige Formen des Blastoporus bei meroblastischen Eiern. Zool. Anz. Jahrg. 14.* ***1891.*** *Heft 1. p. 1—17.*

Durham. *Note on the presence of a neurenteric canal in Rana. Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. XXVI. P. 4. p. 509—510.*

Erlanger, R. v. *Ueber den Blastoporus der anuren Amphibien, sein Schicksal und seine Beziehungen zum bleibenden After. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. und Ontog. Bd. IV. 2. p. 239—256.*

Gasser. *Die Entstehung der Kloakenöffnung bei Hühnerembryonen. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt.* ***1880.***

Hertwig, O. *Urmund und Spina bifida. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXIX.* ***1892.***

Keibel. *Zur Entwickelung des menschlichen Urogenitalapparates. Arch. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* ***1896.***

— *Die Entwickelungsvorgänge am hinteren Ende des Meerschweinchenembryos. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. p. 407—430.* ***1888.***

Kölliker. *Ueber die Chordahöhle und die Bildung der Chorda beim Kaninchen. Würzburger Sitzungsber. Dez.* ***1882.***

— *Einige Beobachtungen über die Organe junger menschlicher Embryonen. Sitz.-Ber. physik.-med. Ges. Würzburg.* ***1883.***

Kopsch. *Entstehung und Bedeutung des Canalis neurentericus. Sitzungsber. d. Ges. Naturf. Freunde. Berlin* ***1896.*** *p. 165—174.*

Kupffer. *Ueber den Canalis neurentericus der Wirbeltiere. Münchn. med. Wochenschr.* ***1887.*** *No. 9. S. 167—168.*

— *Dasselbe in Sitzungsberichte der Gesellsch. f. Morph. u. Phys. in München.* ***1887.*** *Sitzung 11. Jan. S. 1—5.*

Lwoff. *Ueber einige wichtige Punkte in der Entwickelung des Amphioxus. Biol. Centralbl. Bd. XII.* ***1892.***

— *Ueber die Keimblätterbildung bei den Wirbeltieren. Biol. Centralbl. Bd. XIII.* ***1893.***

Mehnert. *Zur Frage nach dem Urdarmdurchbruche bei Reptilien. Anat. Anz. Bd. XI. p. 257—269.*

Mihalkovics. *Unters. über die Entwickelung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. Intern. Monatsschr. Anat. und Phys. II.* ***1885.***

Mitsukuri. *On the fate of the Blastopore, the relations of the posterior end of the embryo of Chelonia together with remarks on the nature of the meroblastic ova in Vertebrates. Journ. Coll. Sc. Tokio. Vol. X. T. I.*

Morgan. *On the amphibian Blastopore. Baltimore, Studies of the Biological laboratory.* ***1890.***

Nassonow. *Ueber die Bildung des Canalis neurentericus beim Strauſs (Struthio camelus). Zool. Anz. Bd. XIX. S. 9—13.*

Ostroumoff. *Ueber den Blastoporus u. d. Schwanzdarm bei Eidechsen und Selachiern. Zool. Anz. No. 311. S. 364—366.*

Perényi. *Der Blastoporus als bleibender After bei Anuren. Magy. Tad. Acad. Ert. Köl. V. S. 11—15.*

Reichel. *Die Entwickelung des Darmes und ihre Bedeutung für die Entstehung gewisser Missbildungen. Zeitschr. f. Geburtsh. und Gynäk. Bd. XIV.* ***1888.***

Retterer. *Sur l'origine et l'évolution de la region ano-génitale de mammifères. Journ. de l'Anatomie. Bd. XXVI.* ***1890.*** *p. 127.*
— *Sur le cloissonnement du cloaque et sur la formation du périnée. Societé de Biologie. 4. I.* ***1890.***
— *Du développement de la région anale des mammifères. Soc. de Biol. No. 5.* ***1890.***
Schanz. *Das Schicksal des Blastoporus bei den Amphibien. Jenaische Zeitschrift. Bd. XXI.*
Schwarz. *Untersuchungen des Schwanzendes bei den Embryonen der Wirbeltiere. Zeitschrift f. wissensch. Zool. Bd. XLVIII. p. 191—223. Diss. Straßburg,* ***1889.***
Sobotta. *Beobachtungen über den Gastrulationsvorgang bei Amphioxus. Verh. d. phys.-med. Gesellsch. Würzburg. N. F. Bd. XXXI.* ***1897.***
Spee, *Graf. Beobachtungen an einer menschlichen Keimscheibe mit offener Medullarrinne und Canalis neurentericus. Arch. f. Anat. und Physiol. Anat. Abt.* ***1889.*** *S. 159—176.*
Tourneux. *Du tubercule génital et de l'anus. Journ. de l'anat. et phys. Par.* ***1888.***
— *Sur le mode de cloisonnement du cloaque et sur la formation de la cloison recto-uro-génitale. Bibliogr. anat. II.* ***1894.***
— *Sur le mode de formation du périnée chez l'embryo du mouton par abaissement d'un repli périnéal unique. Soc. de biol. No. 6. p. 75.*
— *Note sur l'intestin caudal chez l'embryon du chat. Soc. de biol. 22. II.* ***1899.*** *p. 97.*
— *Mécanisme suivant lequel s'opèrent la disjonction du rectum d'avec le bouchon cloacal et la formation de l'anus chez l'embryon du mouton. Soc. de biol. 9. sér. T. II. No. 15.*
Wenkebach. *Die Follikel der Bursa Fabricii. Anat. Anz. Bd. XI. No. 5. p. 159—160.*
Will. *Ueber die Verhältnisse des Urdarms und des Canalis neurentericus bei der Ringelnatter. Sitzungsber. d. königl. Akad. der Wissensch. Berlin. Math.-phys. Kl.* ***1898.***
Wilson. *Formation of the Blastoporus in the frog egg. Anat. Anz. Bd. XVIII No. 9/10. p. 209—239.*
— *Postscript to the paper. Ibid. No. 15/16. p. 384.*

4) Lymphatische Organe des Darmes.

Czermak. *Einige Ergebnisse über die Entwickelung, Zusammensetzung und Funktion der Lymphknötchen der Darmwand. Arch. mikr. Anat. Bd. XLII.* ***1895.***
v. Davidoff. *Ueber das Epithel des Darmes und seine Beziehungen zum lymphoiden Gewebe. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morph. u. Physiol. München. Bd. II* ***1888.*** *S. 77—79.*
Flesch. *Ueber die Beziehungen zwischen Lymphfollikeln und secernierenden Drüsen im Oesophagus. Anat. Anz.* ***1888.***
Gulland. *The development of the adenoid tissue and of the tonsil etc. Laboratory Reports, Roy. Coll. of Physicians. Edinburgh* ***1891.***
Klaatsch. *Ueber die Beteiligung von Drüsenbildungen am Aufbau der Peyer'schen Plaques. Morphol. Jahrb. Bd. XIX.* ***1892.***
Kollmann. *Die Entwickelung der Lymphknötchen in dem Blinddarm und im Processus vermiformis. Die Entwickelung der Tonsillen und der Milz. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt.* ***1900.***
Küchenmeister. *Beiträge zur Entwickelung der Lymphknötchen. Inaug Diss. Rostock.* ***1895.***
Maurer. *Die erste Anlage der Milz und das erste Auftreten von lymphatischen Zellen bei Amphibien. Morphol. Bd. XVI.* ***1890.***
Prenant. *Sur la présence d'amas leucocytaires dans l'épithelium pharyngien. Bibliographie anatom.* ***1896.***
Retterer. *Sur le développement des tonsilles chez les mammifères. Compt. Rend. Soc. de biol. Dez.* ***1885.***
— *Disposition et connexions du réseau lymphatique dans les amygdales. Compt. Rend. Soc. de biol. Jan.* ***1886.***
— *Evolution et constitution des amygdales chez l'homme. Compt. Rend. Soc. de biol. Nov.* ***1886.***
— *Type commun des amygdales chez les mammifères. Compt. Rend. Soc. de biol. Dez.* ***1886.***
— *De l'évolution des éléments basilaires dans les épithéliums pavimenteux stratifiés. Compt. Rend. de biol. Dez.* ***1886.***
— *Origines et évolution des amygdales chez les mammifères, deux mémoires. Journal de l'anat. et de la physiol.* ***1888.***
— *Origine et développement des plaques de Peyer chez le lapin et la cobaye. C. R. hebdomaires de la sociétée de biologie. Sér. IX. T. III.* ***1891.*** *No. 38. p. 871—73.*

Retterer. *Origine et développement des plaques de Peyer chez les ruminants et les solipèdes. ibid. Sér. IX. T. IV.* **1892.** *No. 12. p. 253—55.*
— *Du tissu angiothélial des amygdales et des plaques de Peyer. Mém. de la Soc. de biol. Jan.* **1892.**
— *Sur la part, que prend l'épithélium à la formation de la bourse de Fabricius, des amygdales et des plaques de Peyer. Journal de l'anat. et de la physiol.* **1893.**
— *Des glandes closes, dérivées de l'épithélium digestif. Journal de l'anat. et de la physiol.* **1893.**
— *Sur l'origine des follicules clos du Tube digestif. Verh. d. anat. Gesellsch. Basel* **1895.** *S. 31—39.*
— *Origine épithélial des leucocytes et de la charpentes reticulée des follicules clos. Compt. Rend. Soc. de biol. März* **1897.**
— *Épithélium et tissu reticulé (Sabot, Amygdales). Journal de l'anat. et de la physiol. Bd. 33.* **1897.**
— *L'histogenèse du tissu reticulé aux dépens de l'épithélium. Verh. d. anat. Gesellsch. Gand* **1897.**
Rubeli. *Ueber den Oesophagus des Menschen und verschiedener Haustiere. Inaug. Diss. Bern* **1889.**
Schmidt. *Das follikuläre Gewebe der Schleimhaut der Mundhöhle. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XIII.* **1863.**
Schwabach. *Ueber die Bursa pharyngea. Arch f. mikr. Anat. Bd. 29.* **1889.**
Stöhr. *Ueber die Lymphknötchen des Darmes. Arch f. mikr. Anat. Bd. XXXIII. Heft 3. S. 255—83.*
— *Ueber die Mandeln und deren Entwickelung. Vortrag bei der 39. Versammlung des schweizer. ärztlichen Centralvereins. Korrespondenzblatt f. schweizer Aerzte. Jahrg. XX.* **1890.**
— *Die Entwickelung des adenoiden Gewebes, der Zungenbälge und der Mandeln des Menschen. Züricher Festschr. f. A. Kölliker u. Nägeli. A. Müller* **1891.**
— *Ueber die Mandeln und deren Entwickelung. Anat. Anz. Jahrg. VI. S. 545—48.*
— *Ueber die Entwickelung der Darmlymphknötchen und über die Rückbildung von Darmdrüsen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LVI.* **1897.**
— *Ueber die Entwickelung der Darmlymphknötchen. Verh. d. Anat. Gesellsch. in Gent.* **1897.** *Ergänzungsheft d. Anat. Anz. Bd. XIII.*
Zawarykin. *Ueber das Epithel der Tonsillen. Anat. Anz.* **1889.**

5) Leber und Pankreas.

Assmann. *Zur Kenntnis des Pankreas. Virchow's Arch. Bd. LXI.*
Brachet. *Recherches sur le développement du diaphragme et du foie chez lapin. Journal de l'anat. et de la physiol.* **1895.**
— *Recherches sur le développement du Pancréas et du foie (Selaciens, Reptiles, Mammifères). Journ. de l'anat. et de la physiol. Ann. XXXII.* **1896.**
— *Die Entwickelung und Histogenese der Leber und des Pankreas in Merkel und Bonnet. Ergebn. d. Anat. u. Entwickelungsgesch.* **1896.**
Braus. *Untersuchungen zur vergl. Histologie der Leber der Wirbeltiere. Habilitationsschr. Jena* **1896** *und Semon, Zool. Forschungsreisen in Australien. Bd. II.*
Choronshitzky. *Die Entstehung der Milz, Leber, Gallenblase, Bauchspeicheldrüse und des Pfortadersystems bei den verschiedenen Abteilungen der Wirbeltiere. Anat. Hefte. Bd. XIII.* **1900.**
Debeyre. *Bourgeons pancréatiques multiples sur le conduit hépatique primitif. Compt. Rend. Soc. biol. Paris. T. LII. No. 26. p. 705—706.*
Felix. *Zur Leber- und Pankreasentwickelung. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt.* **1892.** *Heft 5, 6. S. 281—323.*
Frobeen. *Zur Entwickelung der Vogelleber. Anat. Hefte.* **1892.** *Heft. 3. S. 367—374.*
Giacomini. *Sul pancreas dei Petromyzonti con particulare riguardo al pancreas di Petromyzon marinus. Verh. der Anat. Gesellsch. Pavia* **1900.** *Ergänzungsheft d. Anat. Anz. Bd. XVIII. S. 44—52.*
Giannelli. *Alcuni recordi sugli abbozzi ventrali primitivi del pancreas nei Rettili. Atti d. R. Accad. d. Fisiocritici. Ser. VI. Vol. XII. No. 4.*
— *Sullo svilluppo del pancreas nella Seps Chalcides etc. Ricerche fatte nel labor. d'Anat. norm. di Roma. Vol. VII.* **1899.**
Göppert, E. *Die Entwickelung und das spätere Verhalten des Pankreas der Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. XVII. S. 100.*
— *Die Entwickelung des Pankreas der Teleostier. Morphol. Jahrb. Bd. XX. Heft 1. S. 90—111.*
Hamburger. *Zur Entwickelung der Bauchspeicheldrüse des Menschen. Anat. Anz. Bd. VII.* **1892.** *No. 21/22. S. 707—711.*

Hammar. *Einige Plattenmodelle zur Beleuchtung der früheren embryonalen Leberentwickelung. Arch. f. Anat. u. Entwickelungsgesch.* **1893.**

Helly. *Zur Entwickelungsgeschichte der Pankreasanlagen und Duodenalpapillen des Menschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LVI. Heft 1.* **1900.**

— *Zur Pankreasentwickelung der Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LVII.* **1900.**

Hendrickson. *The development of the biles-capillaries as revealed by Golgi's Method. The Johns Hopkins Hospit. Bull. No. 90—91.* **1898.**

Jankelowitz. *Zur Entwickelung der Bauchspeicheldrüse. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVI. Heft 4.*

Kupffer, C. *Die Entwickelung von Petromyzon Planeri. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXV S. 469—558. 6 Tfln.*

— *Ueber die Entwickelung der Milz und des Pankreas. Münchener med. Abh. 7. Reihe. Arbeiten aus dem anat. Inst. von Kupffer u. Rüdinger.* **1892.**

Laguesse. *Développement du pancréas chez les poissons osseux. Compt Rend. hebd. de la Soc. de biol. Ser. IX. T. I.* **1889.**

— *Développement du pancréas et chez les poissons osseux. Journal de l'anat. et de la Physiol. T. XXX.*

— *Pancréas intra-hépatique chez les possions. Soc. de biol. No. 7. 21. Febr.* **1891.**

— *Recherches sur l'histogénie du pancréas chez le mouton. Journal de l'anat. et de la physiol. Bd. XXXI.* **1895.** *p. 475—500. Bd. XXXII.* **1896.** *p. 171—198 u. 209—255.*

Maas. *Ueber ein pankreasähnliches Organ bei Myxine. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. München* **1896.** *S. 1—13.*

— *Ein pankreasähnliches Organ bei Bdellostoma. Anat. Anz. Bd. XII.* **1896.** *No. 24/25. S. 570—573.*

Nathan Larrier. *Note sur la structure du foie du cobaye nouveau né. Compt. Rend. Soc. biol. T. LII. No. 32.*

Oppel. *Lehrbuch der vergl. mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. Teil 3: Mundhöhle, Bauchspeicheldrüse, Leber. Jena, Gustav Fischer* **1900.**

Orrù. *Sullo svilluppo del pancreas e del fegato nel Gongylus ocellatus. Boll. R. Accad. Med. Roma. Anno 25.* **1899.**

Saint-Remy. *Sur le développement du pancréas chez les ophidiens. Compt. Rend. de l'Acad. d. sciences. T. LXVII. No. 12. p. 405—407.*

— *Sur le développement du pancréas chez les oiseaux. Revue biol. du Nord de la France. Année V. No. 12. p. 405—407.*

Shore. *The origine of the liver. Journal of Anat. and Physiol. Vol. XXV. p. 166.*

Stocquart. *Note sur le poids et les dimensions du foie chez l'enfant. Internation. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. VIII.* **1891.**

Stöhr. *Ueber die Entwickelung der Hypochorda und des dorsalen Pankreas bei Rana temporaria. Morphol. Jahrb. Bd. XXIII Heft 1. S. 123—141.*

— *Die Entwickelung von Leber und Pankreas der Forelle. Anat. Anz. Bd. VIII.* **1893.** *No. 617.*

Stoss. *Zur Entwickelungsgeschichte des Pankreas. Anat. Anz. Bd. VI.* **1891.** *No. 23/24. S. 666—669.*

— *Untersuchungen über die Entwickelung der Verdauungsorgane vorgenommen an Schafembryonen. Inaug. Diss. München* **1892** *u. Deutsche Zeitschr. f. Tiermedicin u. Pathologie. Bd. XIX.*

Swaen. *Recherches sur le développement du foie, du tube digestif, de l'arrière cavité du peritoine et du mesentère. Journ. de l'anat. et de la Physiol. Bd. XXXII.* **1896.** *u. Bd. XXXIII.* **1897.**

Wlassow. *Zur Entwickelung des Pankreas beim Schwein. Morphol. Arbeiten. Bd. IV. Heft 1. S. 67—77.*

6) *Mesenterien.*

Birmingham. *Some Points in the Anatomy of the digestive System. Journal of Anat. and Physiol. Vol. XXXV. N. S. Vol. XV. P. I. p. 33—69.*

Brachet. *Recherches sur le développement de la cavité hepato-entérique de l'Axolotl et de l'arrière cavité du peritoine chez les mammifères (Lapin). Trav. de l'inst. anat. de Liège. Archives de biologie. T. XIII.*

— *Recherches sur le développement du diaphragme et du foie chez le lapin. Journal de l'Anat. et de la Physiol. Année XXXI.* **1895.** *No. 6. p. 511—596.*

— *Sur le développement de la cavité hepato-entérique chez les Amphibiens. Anat. Anz. Bd. XI.* **1896.** *No. 21. S. 641—650.*

— *Die Entwickelung der grofsen Körperhöhlen und ihre Trennung voneinander etc. in Merkel und Bonnet. Ergeb. d. Anat. u. Entwickelungsgesch.* **1897.**

Broesike. *Ueber intraabdominale (retroperitoneale) Hernien und Bauchfelltaschen nebst einer Darstellung der Entwickelung peritonealer Formationen. Berlin, Fischers med. Buchhdl.* **1891.**

Dareste. *Sur la formation du mésentère et de la gouttière intestinale dans l'embryon de la poule. Compt. Rend. T. CXII. No. 26. p. 1514—1516.*

Fürst. *Fall af hernia retroperitonealis vid embryonalt hämningsläge af tarmarul. Nordisk medic. arkiv. Bd. XVI. No. 15. Stockholm.*

Gulland. *The Anatomy of the digestive tract in the Salmons. Journal of Anat. and Physiol. Vol. XXXV. N. S. Vol. XV.*

Hochstetter. *Ueber die Entstehung der Scheidewand zwischen Pericardial- und Peritonealhöhle und über die Bildung des Canalis pericardiaco-peritonealis bei Embryonen von Acanthias vulgaris. Morphol. Jahrb. Bd. XXIX. Heft 1. S. 141—168.*

— *Ueber das Gekröse der hinteren Hohlvene. Anat. Anz. Bd. **1888**.*

Klaatsch. *Zur Morphologie der Mesenterialbildungen am Darmkanal der Wirbeltiere. I. Teil: Amphibien und Reptilien. II. Teil: Säugetiere. Morphol. Jahrb. Bd. XVIII. Heft 3 u. 4.*

— *Zur Beurteilung der Mesenterialbildungen. Morphol. Jahrb. Bd. XX. Heft 3. S. 398—424.*

— *Ueber die Persistenz des Ligamentum hepato-cavo-duodenale beim erwachsenen Menschen in Fällen von Hemmungsbildungen des situs peritonei. Morphol. Jahrb. XXIII.*

Mall, F. *Development of the lesser peritoneal cavity in birds and mammals. Journal of Morphol. Vol. V. No. 1.*

Martin. *Zur Entwickelung der Bursa omentalis und der Mägen beim Rinde. Oesterr. Monatsschr. f. Thierheilk. 15. Jahrg. No. 2. S. 49—61.*

— *Zur Entwickelung des Netzbeutels der Wiederkäuer. Oesterr. Monatschr. f. Thierheilk. Jahrg. 20. No. 4. S. 145—154.*

Mende. *Ein entwickelungsgeschichtlich interessanter Fall von frühzeitiger Verwachsung der Mesocola mit dem parietalen Bauchfell bei gleichzeitigem abnormen Verhalten des Netzes und der Leber. Diss. Breslau **1887**.*

Pérignon. *Étude sur le développement du péritoine. Thèse. Paris **1892**.*

— *Étude sur le développement du péritoine dan sses rapports avec l'evolution du tube digestif et de ses annexes. Paris **1892** bei Steinheil.*

Ravn. *Vorläufige Mitteilung über die Richtung der Scheidewand zwischen Brust- und Bauchhöhle bei Säugetierembryonen. Biol. Centralbl. **1887**. No. 14.*

— *Die Bildung des Septum transversum beim Hühnchen. Arch. f. Anat. u. Entwickelungsgesch. S. 156—183. **1896**.*

Rogie et Perignon. *Anomalie d'evolution du péritoine (Persistence du mesoduodenum et du mésentère commun primitif chez un foetus de 7 mois 1/2). Journ. d. sc. méd. de Lille. **1892**.*

Scheja. *Ueber eine Hernia duodeno-jejunalis. Morphol. Arb. Bd. V. Heft 2. S. 206—240.*

Solger. *Studien zur Entwickelungsgeschichte des Cöloms und des Cölomepithels der Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. X. S. 494—528. 2 Tafln. **1885**.*

Swaen. *Recherches sur le développement du foie du tube digestif de l'arrière-cavité du péritoine et du mésentère. Journal de l'anat. Bd. XXXII. **1896** u. Bd. XXXIII. **1897**.*

Toldt. *I. Bau und Wachstumsveränderungen der Gekröse des menschlichen Darmkanals. Denkschr. d. Kais. Akad. d. Wissensch. Wien. Bd. XLI. **1879**.*

— *II. Die Darmgekröse und Netze. Ibid. Bd. LVI. **1889**.*

— *III. Ueber die maſsgebenden Gesichtspunkte in der Anatomie des Bauchfells und der Gekröse. Ibid. Bd. LX. **1893**.*

— *Ueber die Geschichte der Mesenterien. Anat. Anz. Ergänzungsheft. Bd. VIII. S. 12—40.*

— *Bauchfell und Gekröse. Ergebn. d. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. III. **1893/94**. T. I.*

Uskow. *Ueber die Entwickelung des Zwerchfells, des Pericardiums und des Cöloms. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXII. **1883**.*

Drittes Kapitel.

Die Entwickelung der Haut und ihrer Nebenorgane.

Von

Wilh. Krause (Berlin).

Die allgemeinen Bedeckungen oder das *Integumentum commune* der Wirbeltiere bestehen aus dem Corium oder der Lederhaut und der Epidermis oder der Oberhaut. Letztere entsteht aus dem Ektoderm und dieses liefert auch die Horngebilde der Haut überhaupt, nämlich die Schuppen, Haare, Stacheln, Federn, Nägel, Krallen, Klauen, Hufe (auch die Hörner), sowie die Zellen aller Hautdrüsen, der Schweißdrüsen, Talgdrüsen und Milchdrüsen. Aus dem Mesenchym entsteht das Corium mit seinem Bindegewebe, Gefäßen und Nerven, ferner liefert das Mesenchym die bindegewebigen und muskulösen Bestandteile der genannten Drüsen, sowie der Haarbälge, Federbälge etc.

Epidermis.

Ursprünglich ist das Ektoderm oder die Epidermis in ihrer ersten Anlage eine gleichmäßige Schicht feingranulierten Protoplasmas mit eingebetteten Kernen (Leydig, 1885). Sie kann daher als *Syncytium* bezeichnet werden.

Bald aber sondert sich letzteres in Zellen und zwar entstehen sehr frühzeitig zwei Zellenlagen. Die äußere Zellenlage der Epidermis setzt sich aus abgeplatteten, polygonalen, meist sechseckigen Zellen zusammen, jede der letzteren ist in ihrem Centrum mit einem abgeplatteten runden chromatophilen Kern versehen, sie hat die Charaktere einer Hornschicht (Stratum corneum). Die innere Lage enthält polyëdrische granulierte Zellen, von denen jede ebenfalls einen chromatophilen, aber kugeligen Kern in ihrem Centrum besitzt. Diese Zellen vermehren sich durch mitotische Teilung, rücken nach außen, verhornen dabei so weit, daß sie den ursprünglichen Zellen der äußeren Schicht gleich werden. Die ursprünglich äußerste Zellenlage fängt nun an, sich zu verändern. Die Konturen der einzelnen Zellen werden undeutlich, die Zellen selbst kleben fester zusammen, ihre Kerne erscheinen noch stärker abgeplattet und sind nicht mehr chromatophil. Indem ihre chromatophile Substanz verloren geht oder resorbiert wird,

bleiben Kernlücken übrig, welche die runde Form der früheren Kerne in der Flächenansicht beibehalten. Die absterbende, aus einer oder zwei Zellen übereinander gebildete, äußerste Zellenlage löst sich früher oder später im Zusammenhange oder in einzelnen größeren Fetzen ab. Bei Säugetieren und Vögeln geht sie erst vor oder kurz nach der Geburt, resp. dem Ausschlüpfen verloren. Bei Reptilien und Amphibien ist sie mit den oberflächlichen Zellen des eigentlichen Stratum corneum verklebt und wird von diesen Tieren bei der ersten Häutung abgeworfen. Sie überzieht die Haare, Federn, Nägel und ähnliche Sprossenbildungen der Epidermis, und diese durchbrechen schließlich die abgestorbene Zellenlage. Da dies zuerst bei den Haaren beobachtet wurde, so hat Welcker (1864) diese Lage als *Epitrichium*, Kerbert (1877) als Epitrichialschicht bezeichnet. Mehnert (1895) nannte die äußerste supraepitheliale Zellenlage bei Embryonen von Amnioten Supraepithelialschicht oder Teloderm, weil dieses Grenzblatt wenigstens bei Sauropsiden die äußerste Lage zelliger Elemente nicht nur am Körper des Embryo, sondern auch am Ektoderm der Embryonalhüllen darstellt. Dieser Begriff ist mithin ein weitumfassender. Da die genannte Zellenlage die Epidermis von Anamnioten und auch die embryonalen Schuppen von Reptilien überkleidet, so kann sie, an diesen Stellen wenigstens, nicht wohl Epitrichium genannt werden. Man hat sie an den Nägeln und Hufen als *Eponychium* unterschieden (vergl. unten Nägel); zweckmäßiger ist es wohl, sie mit einem Gesamtnamen als *Periderm* (Fig. 154), oder Peridermalschicht zu bezeichnen, soweit sie die Epidermis des Embryonalkörpers selbst und dessen Epidermoidalanhänge umhüllt.

Die histologischen Veränderungen der äußersten Epidermislagen, wie bei der Abstoßung des Periderm kehren in analoger Weise bei dem typischen Häutungsprozeß von Sauriern, speciell der Schlangen wieder. Der physiologische Unterschied der Peridermalschicht vom

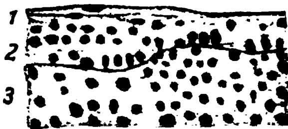


Fig. 154. Senkrechter Durchschnitt der Haut der Backe eines 14-tägigen Foetus vom Kaninchen. Müller'sche Flüssigkeit, Alkohol, Pikrokarmin, Xylol, Kanadabalsam. Vergr. 420. *1* Periderm mit einem achromatophilen Kern. *2* Stratum corneum der Epidermis. *3* Corium. Nach einer Zeichnung von Dr. Sokolowsky in Berlin.

embryonalen Stratum corneum liegt darin, daß die Zellen des letzteren Stoffwechsel aufweisen, während die Zellen des Periderm bereits abgestorben sind. Das Periderm ist mithin morphologisch durchaus nichts besonderes, es wird einfach von denjenigen alleräußersten Epidermiszellen gebildet, die überhaupt absterben, indem sie der Keratisation unterliegen.

Verhornung. Im folgenden wird öfters Bezug zu nehmen sein auf die chemischen Körper, welche in der Epidermis und den Epidermoidalbildungen auftreten und als *Eleïdin*, Keratohyalin und Onychin oder onychogene Substanz bezeichnet werden.

Das *Eleïdin* (diffuses Eleïdin, Ranvier, 1900) ist nur im Stratum lucidum vorhanden, daher fehlt es (wie letzteres) im Bereich des Nagelbettes. Es ist diffus in den Zellen dieses Stratum verteilt, tritt tropfenförmig in Querdurchschnitten der Epidermis auf und ist wenigstens halb-

flüssig, färbt sich mit Pikrokarmin intensiv rot. Pikrokarmin ist nun eine sehr wenig konstante Zusammenmischung von Pikrinsäure, Ammoniak, Kohlensäure u. s. w., jedenfalls ist es nach P. MAYER (1899) kein pikrinsaures Ammoniak. Das Eleïdin färbt sich auch mit Wasserblau (FRICKENHAUS, 1896) und an frischen Hautstücken nach WESKI (1901) mit 1proz. Wasserblau, sowie mit sulfosaurem Nigrosin. Gewöhnlich wird das Eleïdin für Lanolin (Cholestearinfett, Wollfett der Schafe) erklärt, oder doch für eine Vorstufe des letzteren. Andere halten es für ein Glycerinfett. Jedenfalls bedingt es die Undurchlässigkeit des Stratum lucidum, in welches es sich imbibiert, für Wasser und wässerige Lösungen.

Anders verhält sich das *Keratohyalin* (körniges Eleïdin, RANVIER. 1900). Es findet sich in Körnchenform in den Zellen des Stratum granulosum, das ihm sein körniges Aussehen verdankt. Die Körnchen können kleiner oder größer sein, letztere sind oft unregelmäßig. In Säuren oder Alkalien quellen die Körnchen auf, wogegen Pigmentkörnchen unverändert bleiben (WALDEYER, 1882), auch schwärzt es sich mit Ueberosmiumsäure (W. KRAUSE, 1881, S. 46. Fig. 18 *gr*). Durch Maceration in 10-proz. Chlornatriumlösung wird es gelöst (RANVIER, 1900). Wie das Eleïdin, färbt es sich mit Pikrokarmin rot, auch mit Thionin (RANVIER, 1899) oder mit eosinsaurem Methylenblau (LAURENT, 1900), außerdem aber mit Haematoxylin und Karmin, was das Eleïdin nicht thut; beide sind mithin chemisch verschieden. Seine Konsistenz ist nach WALDEYER (1882), von dem der Name herrührt, gallertartig. Es ist, chemisch betrachtet, sicher kein Fett, keine Fettsäure, kein Glycogen, Keratin, Nucleïn, auch kein Hyalin. Die Ansichten gingen meist dahin, daß es aus dem Zellenkern entsteht, der ja in dieser Gegend der Epidermis regelmäßig zu Grunde geht, jedoch nicht aus der chromatophilen Substanz des Kernes, sondern aus einem achromatophilen Bestandteil des letzteren. Andere leiten das Keratohyalin richtig aus dem Protoplasma oder aus letzterem und dem Kerne zugleich ab. Allgemein wird aber seit UNNA (1883) angenommen, daß das Auftreten des Keratohyalin zwar eine zeitliche Begleiterscheinung der Verhornung sei, mit letzterer aber nichts direkt zu thun habe; WALDEYER (1882) und THOMS (1896) sehen darin ein Zeichen der Degeneration und des allmählichen Absterbens der betreffenden Epidermiszellen. Sicher ist, daß es im Protoplasma der Epidermiszellen anfangs mitunter am Rande derselben, in weiter Entfernung vom Kern sich bildet und mit den Kernbestandteilen keine Beziehungen hat (WEIDENREICH, 1900).

Bei der Bildung des Nagels würde dann an Stelle des hier fehlenden Keratohyalin das Onychin und die Substance onychogène von RANVIER (1889) in Betracht kommen. Die Verhornung im allgemeinen, namentlich diejenige der äußeren Epidermisschichten, wird hier als *Keratisation*, die Bildung echter Nagelsubstanz, auch an Krallen, Klauen, Hufen, als *Onychisation* bezeichnet. Mit der letzteren kann das Keratohyalin nichts zu thun haben, da es aus dem Nagelbett frühzeitig verschwindet (s. unten Nägel), und schon dieser Umstand würde es rechtfertigen, die Onychisation von der Keratisation scharf zu trennen.

Das embryonale Nagelbett besitzt früher ein Stratum granulosum, als letzteres in der übrigen Epidermis erscheint. Sobald echte Nagelsubstanz oder überhaupt Hornsubstanz der Krallen, Hufe u. s. w. gebildet wird, verschwindet das Keratohyalin und an seine Stelle tritt das von WALDEYER entdeckte *Onychin*. Dieser Ausdruck rührt ursprünglich

von Henle (1884) her, der damit die onychogene Substanz Ranvier's (s. unten) bezeichnete. Waldeyer (1882, S. 175) fand im Huf des Pferdefoetus in einer ziemlich breiten Zone, die ein wenig nach innen von der Hornwand gelegen ist, Körnchen, die sich gegen Acidum aceticum glaciale resistent verhielten. Dieselbe vom Eleïdin verschiedene Substanz sah Waldeyer auch in den Hufen vom Rinde; sie soll hier als Onychin bezeichnet werden. Solche Körnchen sind sehr charakteristisch im Krallenbett der vorderen Extremität vom 14-tägigen Kaninchenfoetus (Fig. 188). Neuere Untersuchungen (Okamura, 1900) haben gezeigt, daß die Körnchen des Onychin in Essigsäure, Chlorwasserstoffsäure, künstlicher Verdauungsflüssigkeit, Salpetersäure und in Alkalien unlöslich sind, obgleich sie aufquellen, wenn die letzteren in konzentrierten Lösungen angewendet werden. Mit Pikrinsäure färben sich die Körnchen gelb wie die foetale Nagelsubstanz selbst; in der Profilansicht erscheinen sie mitunter als eine kurze Reihe von Körnchen innerhalb des Kernes der Nagelzellen, der folglich auch an ihrer Bildung mitbeteiligt ist. Daß diese Onychinkörnchen nicht mit Luftbläschen verwechselt werden können (Apolant 1901*, S. 772), leuchtet von selbst ein.

In chemischer Beziehung ist nur bekannt, daß die Nagelsubstanz, sowie die Hornsubstanz des Pferdehufes (Mohr, 1894) mehr Schwefel enthalten als das Keratin der Epidermis, die Hufe dagegen 1—2 Prozent weniger als in den Haaren sich findet.

Man muß aber von diesem Onychin die ursprünglich als *onychogene Substanz* von Ranvier (1889) bezeichnete Erscheinung unterscheiden. Eine am foetalen und erwachsenen Nagel vorhandene, ihrer Lage nach dem Keratohyalin vollkommen entsprechende Schicht sieht bräunlich (gelbbräunlich) bei durchfallendem, und weißlich (bläulichweiß) bei auffallendem Licht aus. Folglich handelt es sich nicht um eine Körnchenmasse oder einen bräunlichen Farbstoff, sondern um eine Interferenzerscheinung, welche von Zacken abhängig ist, die sich bei den dem Onychisationsprozeß unterliegenden Zellen ausbilden. Jene Zacken färben sich selbstverständlich nicht mit Pikrokarmin oder ähnlichen Farbstoffen. Nach mehreren Autoren, Renaut (1887), Blaschko (1889), von Brunn (1897), Apolant (1901*) handelt es sich aber in dieser dichroitischen Schicht nicht um Stacheln oder Zacken an der Oberfläche der Zellen, sondern um eine fibrilläre Beschaffenheit des Zellenprotoplasma, welche der Verhornung, überhaupt der Keratisation sowohl wie der Onychisation vorausgeht. Die Fibrillen erscheinen auf dem optischen Durchschnitt selbstverständlich als Punkte.

Der Verhornungsprozeß des Nagels soll, wie oben gesagt, als Onychisation, im Gegensatz zu der häufiger vorkommenden Keratisation anderer Epidermissubstanzen bezeichnet werden. Gemeinsam ist der Keratisation und Onychisation, daß die Verhornung ursprünglich von Protoplasmafasern einer bei beiden homologen Zellenschicht ausgeht. Unterschieden sind sie, abgesehen von den physikalischen Differenzen der schließlichen Endprodukte, darin, daß der Schwefelgehalt der Nägel u. s. w. höher ist als bei den übrigen Epidermoidalbildungen, daß die dichroitischen Eigenschaften dem Stratum granulosum der Epidermis fehlen und daß die Zellenkerne an der Onychisation teilnehmen, insofern in ihnen frühzeitig Onychinkörnchen auftreten, während die Zellenkerne bei der Keratisation unbeteiligt bleiben. Die Haarbildung zeigt sich von der Keratisation darin abweichend, daß die Haare aus spindelförmigen, nicht aus polygonalen Zellen hervorgehen, daß die Haarfibrillen in den Spindelzellen

undeutlicher sind und daß der Schwefelgehalt der Haare sich mehr demjenigen der Nägel anschließt.

Fische. Die Entwickelung der Schuppen auf der Haut der solche besitzenden Fische gehört einem anderen Kapitel (II, 4) an; hier ist nur über Petromyzon zu erwähnen, daß nach F. E. SCHULZE (1867, 1869) eine cuticulare Decklage vorhanden ist. Sie wird von den platten nach außen gerichteten Grenzsäumen der äußersten Epidermiszellen gebildet. In der Profilansicht erscheint der Grenzsaum gestreift, wie wenn er von Porenkanälchen durchsetzt würde. Im übrigen sind die Verhältnisse wie bei Salamandra maculosa.

Ueber die besonderen Verhältnisse bei Amphioxus lanceolatus s. unten.

Amphibien. Das Periderm tritt bei diesen Tieren ebenfalls in der oben geschilderten Weise auf. Bei den jüngsten Larven von *Salamandra maculosa* zeigt die Epidermis nach PFITZNER (1880) zwei Zellenlagen. Die Zellen der äußeren Lage sind abgeplattet und zumeist sechseckig. Letztere kann als Periderm oder nach PFITZNER als Homologon eines einschichtigen Stratum corneum aufgefaßt werden, diese einschichtige äußerste Zellenlage wird bei der ersten Häutung abgeworfen (SCHUBERG, 1893). Die zahlreichen Bilder von eingeschnürten Kernen dieser Zellen in der Flächenansicht deutet SCHUBERG als solche von amitotischer Zellenteilung, nicht etwa als Zerfallserscheinungen absterbender älterer Kerne. Jedenfalls sind letztere relativ groß und stark abgeplattet. Auch die Kerne der Zellen der tieferen Lage sind relativ groß, kugelig, die Zellen selbst mehr kubisch oder polyëdrisch.

An der freien Oberfläche, senkrecht zu letzterer, zeigen diese Zellen einen feingestreiften *Cuticularsaum* (Fig. 155). Der Saum ist eine Hornbildung, wie Verdauungsversuche ergaben, die Streifung ist nach PFITZNER (1880) nicht der Ausdruck von Porenkanälchen, sondern eines rückgebildeten Wimperbesatzes. An reifen Larven treten nämlich feinste starre Härchen anstatt des Saumes auf, die meist

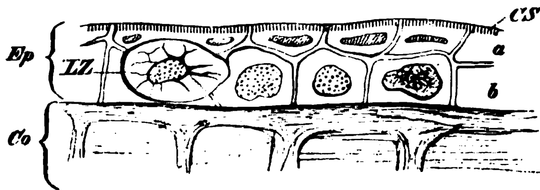


Fig. 155. Senkrechter Durchschnitt der Haut. einer Larve von Salamandra maculosa. Vergr. ca. 500 *Ep* Epidermis. *Co* Corium. *a* Stratum corneum. *b* Stratum germinativum (Malpighii). *LZ* Große schleimhaltige Zellen von LEYDIG. *CS* Cuticularsaum. (Nach WIEDERSHEIM, p. 18. Fig. 12. 1888.)

länger sind, als es der Dicke des letzteren entspricht. Zwischen den Zellen der tieferen Lage liegen die sog. Schaltzellen. Sie haben keine besondere Bedeutung, es sind dickere Zellen, die an die freie Oberfläche nur mit einem kleineren Umfang hinanreichen. Die Epidermiszellen der tieferen Lage vermehren sich durch indirekte Teilung, später treten 2—3 Lagen auf, sowie Becherzellen, (Schleimzellen, LEYDIG'sche Zellen), die einzeln schon bei den jüngsten Larven vorhanden sind.

Dieselben bilden sich für gewöhnlich nur so lange, als eine einzige Zellenlage der tieferen Schicht vorhanden ist; ihr Protoplasma ist hell, ihr Kern verkleinert, sie zeigen Vakuolen zwischen festeren Protoplasmasträngen und vermehren sich ebenfalls durch Karyomitose. Sie sind viel größer als die anderen Epidermiszellen, die erwähnten Vakuolen enthalten eine schleimähnliche, durch Säuren u. dergl. körnig gerinnende Substanz. Bei älteren Larven finden sich auch wohl zwei Lagen von Schleimzellen übereinander. Die Zellen haben nach Pfitzner eine Bedeutung für das Wasserleben der Amphibienlarven, da sie später verschwinden; offenbar sondern sie eine Art Sekret ab.

Der erwähnte Cuticularsaum findet sich auch bei anderen Amphibien. Schon Eberth (1866) sah solche Säume bei Larven von Bombinator igneus und F. E. Schulze (1869) bestätigte diese Cuticularsäume an großen Larven von Rana esculenta und Pelobates fuscus. Von der äußersten Zellenlage der Epidermis wird eine cuticulare Grenzschicht gebildet, nachdem die Flimmerhaare dieser Larven abgeworfen sind; solche Säume wurden schon von Remak (A. L. I) beobachtet. Die Zellen der äußersten Lage erscheinen in der Flächenansicht grobgranuliert, was von rundlichen kleineren und größeren Körnern herrührt. Eberth (1866) hielt sie für knopfartig hervorragende Enden glänzender Stäbchen, F. E. Schuze erklärt sie für länglich ellipsoidische Körperchen.

Es ist nun bemerkenswert, daß bei *Amphioxus lanceolatus* die Epidermis auch beim erwachsenen Tier wie bei der Larve zwar aus zwei Arten von Zellen besteht, die aber nur eine einzige Lage bilden. Die eigentlichen Epidermiszellen sind cylindrisch mit einem nahe am Corium gelegenen ellipsoidischen Kern, der relativ klein ist; die Zellen führen oft Pigmentkörnchen. Zwischen diesen Zellen, in unregelmäßiger, aber sparsamerer Verteilung sitzen schlankere, ebenfalls kernhaltige Zellen und letztere tragen an ihrer freien Oberfläche ein starres feines Haar, das auch als Stachel bezeichnet worden ist. Langerhans (1875) hielt die schlankeren Zellen irrtümlich für Nervenendapparate oder Sinneszellen (W. Krause, 1888).

In analoger Weise schildert v. Kölliker (1885) zwei Arten von Zellen in der Epidermis der Froschlarven, Rana esculenta, Rana fusca, Hyla arborea, Bufo cinereus. Zwischen den gewöhnlichen Epidermiszellen stehen auf der ganzen Oberfläche des Larvenschwanzes verbreitet birnförmige Stiftchenzellen. Ihr spitzeres Ende ist nach der Oberfläche der Epidermis gewendet und wird von den angrenzenden oberflächlichsten Epidermiszellen überdeckt, zwischen welchen jedoch eine feine Lücke bleibt. Das äußere Ende der Stiftchenzelle trägt ein diese Oberfläche überragendes, kurzes starres Haar oder Stiftchen. Das breitere Ende liegt in der Tiefe und kann der Cutis unmittelbar aufsitzen. Bei Rana esculenta fanden sich ca. 79 Stiftchenzellen auf 1 qmm. v. Kölliker möchte sie für Nervenendapparate halten und den Zellen der Organe, der Seitenlinie homologisieren, Leydig (1873) dagegen erklärt sie für die Anlagen von Drüsenzellen oder Schleimzellen, wie sie in der Epidermis des erwachsenen Tieres vorhanden sind.

Vögel. Beim Hühnchen konnte Gardiner (1884) an den meisten Körperstellen keinen Unterschied wahrnehmen, die äußersten Epidermiszellen des erwachsenen Tieres verhalten sich ganz ebenso. Da sie innerhalb des Eies sich feucht erhalten, werden sie nicht wie beim erwachsenen Tiere abgestoßen, und gehen erst nach dem Auskriechen in derselben Weise verloren wie bei letzterem. Eine Aus-

nahme bildet das Periderm auf den Anlagen der Federn (s. letztere), indem die Hornscheide der Dunenfedern als ein Rest des Periderm zu betrachten ist. Dagegen fand Gardiner bei Melopsittacus sp. vor der Bildung der Federn, den ganzen Körper mit einer dünnen Hornschicht bekleidet. Anfangs grenzt sie sich nicht scharf gegen die darunter gelegenen Zellen ab, aber später, wenn der Embryo wächst, kann man sie unterscheiden. Die Zellen des Epiderm werden auseinander gezerrt und allmählich abgestoßen.

Während an den meisten Körperstellen am 4. und 5. Bebrütungstage die Epidermis zweischichtig ist, indem das einschichtige Stratum germinativum von einer Lage verhornter Zellen bedeckt wird, findet durch vermehrte Zellenteilung eine Verdickung der genannten beiden Zellenlagen an denjenigen Stellen statt, wo sich später eigentliches Horn bilden wird, wie am Schnabel und den Zehenenden. Die Verhornung beginnt am Oberkiefer im Laufe des 6. oder 7. Bebrütungstages, so daß auf ein äußeres Periderm die allmählich sich verdickende eigentliche Hornschicht folgt, welche dann nach außen zu wachsen fortfährt.

Säuger. Bei Säugern ist das oben erwähnte Periderm oder Epitrichium deutlicher ausgebildet. In früher Embryonalzeit zeigt sich bei einigen derselben (Bradypus, Choloepus, Myrmecophaga dicotyles, Sus) nach Welcker (1864) eine aus großen polygonalen, platten Zellen bestehende Schicht, welche eine vollständige Umhüllung des ganzen behaarten Körpers bildet und erst bei der Geburt zerreißt. Bei Bradypus ist sie bis 1 mm, bei anderen Säugern und namentlich beim Menschen nur 0,005 mm dick und löst sich schon im Uterus allmählich in kleineren Partien ab; eine solche schwächere Umhüllung bezeichnet Welcker als epitrichoide Schicht.

Beim Menschen sind die Entwickelungsverhältnisse der Epidermis besonders genau und zwar durch v. Kölliker (1850) studiert worden.

Im 1. Schwangerschaftsmonat (Fig. 156) und im Beginn des 2. besteht die Epidermis aus zwei Lagen von Zellen. Die äußere Lage wird von polygonalen abgeplatteten Zellen von 0,027—0,045 mm Durchmesser, mit rundlichen abgeplatteten, 0,009—0,013 mm in der Flächenansicht messenden Zellen gebildet, die ein einschichtiges Stra-

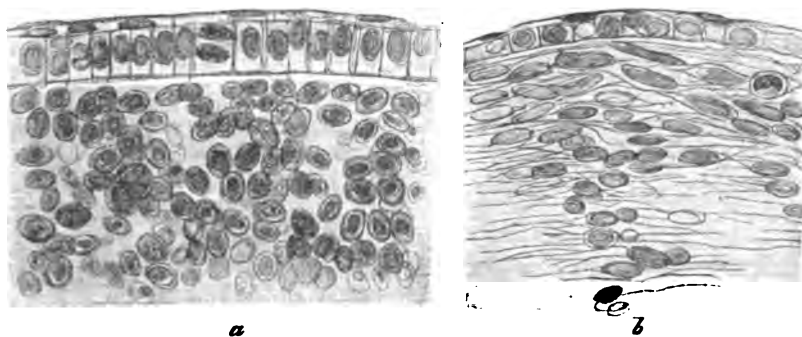


Fig. 156. Senkrechter Durchschnitt der Haut von einem 7-wöchentlichen menschlichen Embryo. Vergr. ca. 250 *a* von der medialen Fläche der oberen Extremität, *b* von der Haut des Rückens. (Nach v. Brunn, 1897. p. 28 Fig. 35).

tum corneum repräsentieren. Die tieferen, dem Stratum germinativum entsprechenden Zellen bilden ebenfalls eine einfache Lage; die Zellen sind kleiner, polyëdrisch, sie haben 0,0068—0,009, ihre kugeligen Kerne 0,0034—0,0045 mm Durchmesser. Am Ende des 2. Schwangerschaftsmonates erscheint die äußere, dem Periderm homologe Zellenlage wie im Absterben begriffen, die Zellengrenzen verwischen sich, ihre Kerne werden undeutlich und nach der Tiefe hin schließt sich eine neue, aus kleineren aber sonst ganz ähnlichen Zellen bestehende Lage an. Dies ist die erste Anlage des bleibenden Stratum corneum, während das Periderm durch Abstoßung nach und nach verloren geht.

Während des Verlaufes der Schwangerschaft nimmt die Epidermis kontinuierlich an Dicke zu und ihre beiden *Strata* enthalten mehrere Lagen von Zellen übereinander. Im 3. Monat sind im Stratum corneum 4—5 Zellenlagen vorhanden, die Zellen sind aber noch deutlich kernhaltig, nicht so abgeplattet wie beim Erwachsenen und teilweise feinkörnig. Ferner sind im 6. Schwangerschaftsmonat bereits 4—6 Zellenlagen im Stratum corneum und 3—4 im Stratum germinativum vorhanden. Die genauere, mit vielen Zahlenangaben ausgestaltete Beschreibung ist bei v. Kölliker (A. L. I. 1879. p. 771) nachzusehen.

Fortwährend findet beim Foetus eine Abschuppung der oberflächlichen Zellenlagen statt. Der Verlust wird durch karyomitotische Zellenteilungen im Stratum germinativum und Umwandlung von Zellen des letzteren, insbesondere das Stratum granulosum zu verhornten Zellen des Stratum corneum ersetzt.

Vom 5. Schwangerschaftsmonat an mengt sich mit den abgestoßenen Epidermiszellen auch das Sekret der unterdessen entwickelten Talgdrüsen. So ensteht die *Vernix caseosa*, Fruchtschmiere oder Käseschmiere, welche als weiß-gelbliche, weiche, fettige Masse im 6. Schwangerschaftsmonat die ganze Hautoberfläche des Foetus als eine dünnere oder dickere Lage überzieht. Besonders entwickelt ist sie am Halse, an den Geschlechtsorganen, an der Beugeseite der Gelenke, in der Achselhöhle, Kniekehle, der Weichengegend, auch am Kopfe, Ohre, Rücken, der Volar- und Plantarfläche der Hände und Füße. Mikroskopisch besteht sie aus verhornten Epidermiszellen, Zellen der Talgdrüsen und Fetttröpfchen. Die letzteren beiden Bestandteile fehlen an den Körperstellen, die keine Talgdrüsen besitzen. Die Vernix caseosa gelangt in das Fruchtwasser und führt auch abgestoßene Wollhaare.

Was nun die Einzelheiten der weiteren Entwickelung und zwar speciell das Stratum granulosum der Epidermis anlangt, so sah Pavloff (1889) beim menschlichen Foetus vom 7. Schwangerschaftsmonat in der Epidermis, Fußsohle und an den Fingern, sowie den Augenlidern bereits ein zusammenhängendes, aus einer einzigen Lage von Zellen bestehendes Stratum granulosum, während in der behaarten Kopfhaut das Keratohyalin nur in einzelnen Epidermiszellen dieses Stratum vorhanden war. Beim Neugeborenen hingegen fand sich Keratohyalin an allen Stellen der Epidermis verbreitet.

Frühere Stadien sind von Hausmann (1898) beim Maulwurf nachgewiesen. An der Stelle des späteren Stratum granulosum traten zuerst einzeln granulierte Zellen auf, die rasch an Zahl zunehmen und eine aus zwei Zellenlagen bestehende Schicht bilden. Nach der Oberfläche hin folgen auf dem Querdurchschnitt der Haut spindelförmig aussehende, als lichtbrechende Fasern erscheinende Zellen des

Stratum corneum die nur selten noch einen Kern erkennen lassen, zwischen welchen einige Keratohyalinkörnchen vorhanden sind. Auch in Ablösung begriffene Zellen giebt es, zwischen denen größere und kleinere Eleïdinschollen gelegen sind.

Hautdrüsen im allgemeinen.

Bei Vögeln, Amphibien u. s. w. sind eine Menge verschiedenartiger Hautdrüsen bekannt, am besten die Schleimdrüsen der Amphibien. Es läßt sich im allgemeinen über deren Entwickelung sagen, daß sie (ähnlich wie z. B. Schweißdrüsen beim Menschen) als anfangs solide mehr kugelige Einstülpungen des Stratum germinativum der Epidermis entstehen und erst später von accessorischen Bestandteilen, Bindegewebshülle, glatten Muskelfasern, die vom Mesenchym herstammen, u. s. w. umwachsen werden. Was die Hautdrüsen, speciell von Amphibien betrifft, so haben zahlreiche gelegentlich angestellte Untersuchungen, namentlich der Giftdrüsen von Salamandra maculosa, den ektodermalen Ursprung dieser Drüsen dargethan. Sie entstehen wie gesagt als Einstülpungen des Stratum germinativum, und dies gilt auch für die Hautdrüsen des Frosches (ENGELMANN, 1872) und anderer Amphibien SEECK (1891), MAURER (1895), GEGENBAUR (1898) u. s. w. Nur NICOGLU (1893) war geneigt, diese Drüsen von oberflächlichen, nicht von den am tiefsten gelegenen Zellen des Stratum germinativum abzuleiten. Neuerdings hat ANCEL (1900) bei *Salamandra maculosa* an Larven von 2—5,5 cm Länge etwas genauere Resultate erhalten. In den jüngeren Stadien bildet sich eine rundliche Zellenmasse, die ganz und gar in der Epidermis enthalten ist. Die Begrenzungslinie des Corium ist an dieser Stelle etwas konvex nach der Tiefe hin gebogen, die Zellen der Drüsenanlagen sind in zwei konzentrische Lagen angeordnet, die ersteren besitzen große Kerne. Sie entstehen von einer besonders großen kugeligen Zelle, die auf allen Seiten von kleinen und mehr oder weniger in die Länge gezogenen Zellen umgeben wird. Im übrigen ist die äußere Begrenzung des Corium noch eine vollkommen ebene Fläche. Die große Zelle besitzt einen entsprechend großen Kern, die kleinen sie umgebenden Zellen, 3—4 an Zahl, gleichen vollständig den benachbarten Epidermiszellen. Die Drüsen entstehen also als Einstülpungen der am tiefsten gelegenen Zellenschicht des Stratum germinativum. Bei den ältesten der oben erwähnten Larven zeigt sich bereits ein Lumen in der Drüse. Daselbst sind die das Lumen umgebenden Zellen abgeplattet, in der Tiefe der Anlagen aber fanden sich bereits die in voller Sekretion begriffenen Drüsenzellen. Der kugelige Zellenhaufen ragt in das Corium hinein. Zuletzt bildet sich der Ausführungsgang, beim Frosch erst am Ende des Larvenstadium.

Dieser vollkommen klaren und mit allen sonst bekannten Thatsachen über die Entwickelung von Hautdrüsen in Uebereinstimmung sich befindenden Anschauung hat Madame PHISALIX-PICOT (1900) eine andere gegenüberzustellen versucht. Dieselbe schreibt den Giftdrüsen des Salamanders einen mesodermatischen Ursprung zu, und, unbekannt mit den optischen Fehlerquellen, verschiebt sie die Grenzen zwischen Epidermis und Corium, indem sie die ursprünglichen Zellen der Drüsenanlage von einer Bindegewebszelle des Corium herleitet.

Schuppen.

In allen Klassen der Vertebraten finden sich Schuppen, nämlich harte hornähnliche Verdickungen, häufig von dreieckiger Form, welche, wenn sie dicht gedrängt stehen, die Haut nach Art eines Schuppenpanzers dicht bedecken können. Sie sind als Papillarbildungen aufzufassen, die aus einer oder mehreren verschmolzenen Papillen der Lederhaut hervorgehen, eine bindegewebige, Blutgefäße führende, nach außen zugespitzte, jedoch abgerundete Grundsubstanz besitzen, welcher hornartige Epidermoidalgebilde aufgelagert sind. Sie bilden teils einfache, mehr oder weniger stark entwickelte Höcker, oder sie sind abgeplattet, gleichsam platt gedrückt und am Rumpf der Regel nach caudalwärts, an den Extremitäten proximalwärts gerichtet.

Es lassen sich verschiedene Arten von Schuppen unterscheiden, die mehr oder weniger verschiedene Bedeutung haben. Es giebt Fischschuppen, ferner primäre Schuppen, gewöhnliche eigentliche Schuppen oder Hornschuppen der Reptilien, namentlich der Schlangen, sodann Laufschuppen oder sekundäre Schuppen bei den Vögeln an deren Extremitäten, endlich schuppenähnliche Bildungen bei Säugetieren. Die Fischschuppen scheiden hier aus der Betrachtung aus; es sind Bildungen, an denen Verknöcherung ihren Anteil nimmt, und daher gehören sie in ein anderes Gebiet.

Reptilien. Die erste Anlage der Reptilienschuppen bei Embryonen von Schlangen, z. B. Tropidonotus natrix, Lacertinen u. s. w. geschieht, wenn die Kiemen eben verschwunden sind, durch Bildung von kleinen Höckern, die durch Wucherung der Bindegewebszellen dicht an der Epidermis hervorgebracht werden (Fig. 157); es entsteht

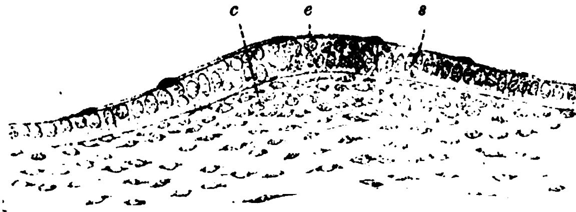


Fig. 157. Querschnitt durch die Haut eines Schlangenembryo. Vergr. ca. 290. Die Hervorragung ist die Anlage einer Schuppe. c Corium, mit zahlreichen Bindegewebszellen. e Periderm. s Stratum germinativum. (Nach Kerbert, 1876. Taf. XIX, Fig. 20).

zunächst eine niedrige Cutispapille. Die Epidermis besteht anfangs noch aus der Peridermalschicht und dem Stratum germinativum; zwischen beiden entwickeln sich rundliche Zellen durch Teilung von Cylinderzellen der Schleimhaut; sie liefern die erste Anlage der Hornschuppen (Kerbert, 1877). Kleine Leistchen auf der äußeren Oberfläche der Zellen des Periderm nehmen zuweilen die Form von stärker lichtbrechenden Stäbchen an, die alle in derselben Richtung verlaufen, und die Leistchen sind die erste Anlage von Längsleisten, die manchen Schuppen erwachsener Reptilien zukommen. Die Schuppenanlage bildet weiter wachsend eine Cutispapille, welche mehr und mehr zu

einem kugelförmigen Zapfen sich gestaltet und wenn die Kiementaschen verschwunden sind, fangen die Schuppenanlagen an, sich caudalwärts zu wenden; sie werden abgeplattet und lassen eine äußere und eine innere Fläche (Fig. 158) unterscheiden.

Den Schluß der Entwickelung von Schuppen bezeichnet das Auftreten von Pigment in Form sternförmiger Bindegewebszellen (Fig. 158), die nach KERBERT aus dem Corium in die Epidermis einwandern und auch in der am tiefsten gelegenen Cylinderzellenlage sich befinden. Beim ausgewachsenen Reptil kommen sie in der Epidermis nicht, sondern nur noch im Corium vor, wovon die Lacertinen zum Teil eine

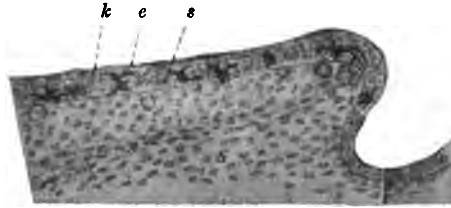


Fig. 158. Längsschnitt durch die Haut eines Schlangenembryo, etwas älter als Fig. 157. Vergr. ca. 300. Die Schuppe zeigt eine äußere und eine innere Fläche, an letzterer ist die Epidermis dünner. *c* Corium mit der Anlage der festeren und längsstreifigen Hauptmasse oder Achse der Schuppenanlage. *k* feinkörnige Zellen der tieferen Lage des Stratum corneum. *e* Periderm. *s* Stratum germinativum mit verästelten Bindegewebszellen. (Nach KERBERT, 1876. Taf. XIX, Fig. 24).

Ausnahme machen. In der letzten Zeit vor dem Ausschlüpfen differenziert sich auch das Corium der Schuppe in eine aus festerem Bindegewebe bestehende Hauptmasse, welche (LEYDIG, 1873, p. 770) der Schuppenachse entspricht, und in die Grenzschichten, nämlich das aus mehr lockerem zellenreichen Bindegewebe bestehende Corpus papillare (Fig. 159).

Bei den Häutungen erwachsener Reptilien wiederholen sich, was die Epidermis anlangt, die embryonalen Vorgänge.

Die eigentümlichen Haftorgane an den Füßen der Geckotiden sind bei Hemidactylus mabounia von HAASE (1900) untersucht. Sie bestehen aus Lamellen und letztere sind nichts weiter als weiter ausgebildete Schuppen; sie entwickeln sich wie die letzteren.

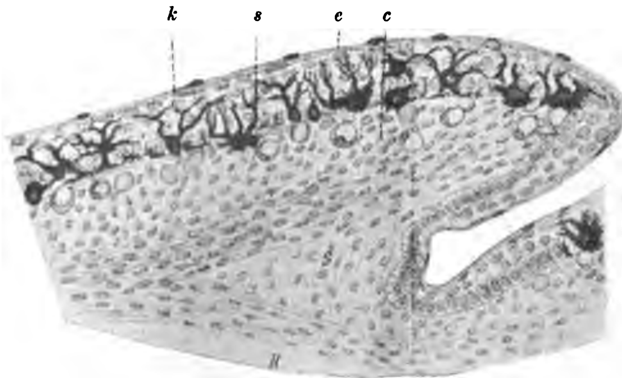


Fig. 159. Längsschnitt durch die Haut eines Schlangenembryo etwas älter als Fig. 158. Vergr. ca. 300. *k* tiefere Lage des Stratum corneum. *s* Stratum germinativum. *e* Periderm. *c* Corium. (Nach KERBERT, 1876. Taf. XIX, Fig. 26).

Es liegt auch ein Versuch vor, die Schuppen der Saurier noch in zwei Gruppen zu sondern. Sokolowsky (1899) bezeichnet die Hervorragungen auf der Körperoberfläche als Höckerpapillen, sie entstehen durch radiärsymmetrisches Wachstum. Nur diejenigen Erhebungen, deren Entstehung bilateral symmetrisch vor sich geht, sollen als Schuppen bezeichnet werden. Nun entstehen aus den Rundhöckerpapillen dadurch Zapfenhöckerpapillen, daß das Erhebungscentrum, nämlich die Stelle, von welcher aus das radiärsymmetrische Wachstum vor sich geht, distalwärts rückt und eine Firste sich ausbildet, die von der cranialen Spitze der birnförmig werdenden Basis zum Erhebungscentrum reicht. Auf die Höckerpapillen der Geckotiden aber sind die Schuppen der Lacertilier zurückzuführen, sie sind selbst in ihrer höchsten Ausbildung Modifikationen einfacher, zuerst durch radiärsymmetrisches Wachstum entstandener Hautpapillen. Ueberreste dieser primären Formelemente lassen sich auch zwischen beträchtlich entwickelten Schuppen noch nachweisen.

Vögel. Die Schuppen, welche die distalen Glieder der unteren Extremität bei vielen Vögeln mehr oder weniger weit bedecken, werden, wie gesagt, als Laufschuppen bezeichnet. Beim Huhn entstehen die ersten Anlagen der künftigen Schuppen nach Kerbert (1877) erst am 11. Bebrütungstage. Während die Epidermis selbst aus dem Periderm,

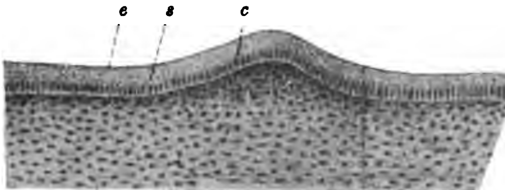


Fig. 160. Längsschnitt durch die Haut am Metacarpus des Huhnes vom 11. Bebrütungstage. Vergr. 180. *e* Periderm. *s* Stratum germinativum. *c* Stelle einer Schuppenanlage. (Nach Kerbert, 1876. Taf. XX. Fig. 33).

der Hornschicht und dem Stratum germinativum besteht, die jede nur eine einfache Zellenlage zeigen, findet an der Schuppenanlage eine beträchtliche Zellenvermehrung statt, so daß die Hornschicht bald vier bis fünf Zellenlagen aufweist. Diese Vermehrung betrifft nicht minder auch die Bindegewebszellen des Corium (Fig. 160). Am 13. Bebrütungstage unterscheidet sich die Schuppenpapille von der Papille der späteren Embryonaldune (s. unten Federn) dadurch, daß letztere viel länger ist, während die Schuppenpapille eine allmählich immer stärker werdende, caudalwärts gerichtete Umbiegung darbietet. Am 15. Tage wird bereits ein Unterschied zwischen äußerer und innerer Schuppenfläche bemerkbar, insofern an der ersteren sowohl die Hornschicht als das Stratum germinativum stark verdickt sind. Die dem Periderm benachbarte Zellenlage ist mehr grobkörnig (weshalb Kerbert sie als Körnerschicht bezeichnet) und scharf gegen die anderen Schichten abgegrenzt. Sie scheint zusammen mit dem Periderm sowie der Hornscheide der Embryonaldunen abgestoßen zu werden und schon am 23. Tage trennen sich diese Zellenlagen von dem bleibenden Stratum corneum. Bemerkenswert erscheint es, daß nach Kerbert (wie es bei Reptilien auch der Fall ist, p. 263) am Ende der 2. Bebrütungswoche zahlreiche Pigmentzellen aus dem Corium in die Epidermis der Schuppe einwandern, welche Zellen das erwachsene Huhn nicht mehr besitzt.

Vergleicht man die Entwickelung der Schuppen mit derjenigen der Feder (s. unten), so tritt eine vollständige Homologie hervor; man ist so weit gegangen, die Feder eine ausgefaserte Schuppe nennen zu wollen. Jedoch entstehen die Strahlen der letzteren einzig und allein aus der dem Stratum germinativum entsprechenden Cylinderzellenlage, wobei die Hornschicht und die Coriumpapille verloren gehen, was sich alles bei der Schuppe ganz anders verhält.

Wenn man auch die Federn von Schuppen der Reptilien ableiten darf, so liegt doch die Sache anders bei den schon erwähnten Laufschuppen, welche die Beine vieler Vögel mehr oder weniger weit bedecken. Ganz nahestehende Arten oder selbst Varietäten haben befiederten Metatarsus und befiederte Zehen, wo andere kleine Schuppen aufweisen. Solche Schuppen sind nach Davies (1889, p. 607) aus kleinen Federn hervorgegangen; diese Schuppen, Schilder oder Halbringe sind sekundär auf den Dorsalflächen oder Streckseiten der Extremität entstanden, während kleine Höcker auf der Beugeseite die ursprüngliche Gestalt der Schuppen u. s. w. repräsentieren. Letztere sind teils beliebig situierte einfache Verdickungen der Cutis, zum Teil aber entstanden sie rund um eine Feder. Differenzen zwischen Laufschuppen und Reptilienschuppen ergeben sich aus dem Umstand, daß die ersteren Federn tragen können. Sie können also nicht letzteren homolog sein, wie es die Reptilienschuppen sind, denn eine Feder kann doch nicht auf einer anderen wachsen. Man muß mithin primäre Schuppen von diesen sekundär gebildeten Laufschuppen morphologisch unterscheiden, obgleich beide im histologischen Bau wie in ihrer Entwickelung übereinstimmen. Jedenfalls ist die Feder nichts weiter als eine modifizierte Schuppe.

Säugetiere. Am Schwanz von Mus decumanus sah Römer (1896) die Haare vor den Schuppen auftreten, aber erst relativ spät, am 27. Tage der Trächtigkeit. Distalwärts von jeder Schuppenanlage wächst ein stärkeres Mittelhaar hervor, später entstehen an den Rändern der Schuppe die kleineren Seitenhaare. Erst nachdem die Haare schon einen hohen Grad der Ausbildung erreicht haben, erfolgt mit ihrer Schrägstellung eine ringförmige Erhebung der Cutis, welche den ganzen Schwanz umgreift und sich schräg über die Haare hinwegschiebt. Die dickere Hornschicht ist auch in diesem Stadium noch einheitlich, und erst die durchbrechenden Haare bedingen eine bestimmte Einteilung dieser Schicht in dickere Erhebungen und dünnere Vertiefungen, zu denen dann noch an bestimmten Stellen auf den Ringen eine Einteilung in Schuppen hinzukommt, die aber nur wenig hervortreten.

Die heutigen Schuppen des Rattenschwanzes können nach Römer (1898) nicht als alte Erbstücke von reptilienähnlichen Vorfahren betrachtet werden, sondern sie sind modifizierte Gebilde, die sekundäre Abänderungen erfahren haben. Die Ansicht, wonach die Schuppen die Stellung der Haare bedingt hätten, wird durch die Anordnung und Gruppierung der Haare bei ihrer ersten Anlage bestätigt. Aber dieser Satz gilt nicht für die Schuppen, wie sie heute am Schwanz der erwachsenen Ratte vorliegen; es sind echte Hornschuppen, die sich histologisch unbedingt an diejenigen der Reptilien anschließen, auch in betreff der vom Corium gelieferten Bildungen, aber sie treten in anderer Form und Lage auf. Sie erheben sich als ringförmige parallele Falten um den ganzen Schwanz herum, deren zunächst einheitliche Hornschicht von den durchbrechenden Haaren zerrissen und in dickere und dünnere

Partieen geschieden wird. Sie werden mithin von den durchbrechenden Haaren offenbar beeinflußt.

Merkwürdige Verhältnisse fand Römer (1898) bei einem Nager, dem Embryo von *Thryonomys* (Aulacodus) *swinderianus* (Temmink). Der Embryo, der von der Nasenspitze bis zur Schwanzbasis 16 cm Länge hatte, erscheint bei oberflächlicher Betrachtung am ganzen Körper bis auf die distale Schwanzhälfte mit Schuppen bedeckt. Diese Schuppen wurden aber durch eine ausgesprochene Gruppenstellung der Haare nur vorgetäuscht, wirkliche Schuppen waren nicht vorhanden. Vielmehr bewirken die größeren, in Gruppen von 3—12 an Zahl stehenden Haare durch ihre Anordnung, daß der Embryo wie mit Schuppen bedeckt aussieht. Außerdem waren noch zahlreiche kleine Haaranlagen vorhanden, welche sich überall auf dem ganzen Körper, auf dem Rücken, am Bauche und am Schwanze von der Epidermis aus einsenkten und zwischen die größeren Haare und Haargruppen schoben. Sie stehen überall auf den vermeintlichen Schuppen, auf ihrem distalen Rande, wie auf ihrer Basis; besonders dicht an ersteren.

Eine besondere Erörterung erfordert die von Emma Borlotti (1896) aufgestellte Theorie. Bei Foetus von Mus decumanus (Albino), Talpa, Erinaceus und Didelphys zeigten sich deutliche regelmäßige Hautfalten, namentlich am Nacken bei Mus decumanus, die Emma Borlotti als Reste eines Hautpanzers anspricht, der Sauropsiden sowohl wie Säugetieren ursprünglich zukommen soll. Indessen handelt es sich in Wahrheit um nichts weiter als die schrumpfende Wirkung des zur Erhärtung verwendeten Alkohols, der die Entstehung dieser Falten verschuldet (Römer, 1896). Die Erscheinung ist mithin gänzlich bedeutungslos.

Federn.

Der in der Entwickelung begriffene Vogelembryo zeigt frühzeitig, z. B. am 5. Bebrütungstage bei der Taube, am 7. beim Huhn, runde, weiße Flecke. Dies sind die Anlagen der Embryonaldune (Pluma — richtiger als Plumula Malpighii — Erstlingsdune, Nestlingsdune), welche Dunen den bleibenden Federn vorausgehen, wie die Lanugo den Haaren der Säuger. Zu dieser Zeit besteht die Epidermis des Taubenembryo aus zwei Zellenlagen. Die äußere wird hier Periderm (p. 254) genannt, es ist eine einfache Lage abgeplatteter polygonaler kernhaltiger Zellen; die innere Lage zeigt senkrecht zum Corium gestellte, mehr safthaltige Cylinderzellen mit ellipsoidischen, ebenfalls senkrecht gestellten Kernen.

An den Stellen, wo jene Flecken liegen, befinden sich in dem Corium scheibenförmige Gruppen von kernhaltigen Bindegewebszellen, nach außen davon sind die beiden Zellenlagen der Epidermis verdickt und zwar die innere zum Teil durch Vermehrung ihrer cylindrischen Zellen, während in der Peridermalschicht die in einfacher Lage vorhandenen Zellen mehr kubisch werden (Davies, 1889). So sieht die erste Federanlage aus; sie springt nicht etwa hügelförmig über die Epidermisoberfläche hervor (Fig. 161).

Dann wächst die Zellengruppe des Corium, drängt die Epidermis nach außen, es erfolgt in beiden eine beträchtliche Zellenvermehrung und aus den ursprünglichen beiden Zellenlagen der Epidermis sind nun

zwei mehrzellige Schichten geworden. Die Zellen der tiefer gelegenen Schicht sind aber sämtlich Abkömmlinge der Zellen der inneren Zellenlage; das Periderm geht einfach darüber hinweg (Fig. 162). Zugleich

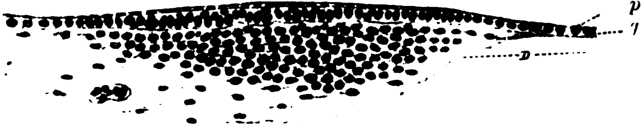


Fig. 161. Durchschnitt durch die Cutis eines Embryo der Taube vom 5. Bebrütungstage. Erste Anlage einer Embryonaldune. Vergr. etwa 200. Die Zellenwucherung der Epidermis ist flach, erscheint in so früher Zeit nicht höckerförmig, im Corium ist eine sehr beträchtlich ausgedehnte Wucherung von Mesenchymzellen vorhanden. *p* Periderm. *g* Stratum germinativum. *D* Corium. (Nach Davies, 1889. Taf. XXIII, Fig. 1.)

neigt sich die so gebildete Federpapille im allgemeinen caudalwärts, ihr Scheitelpunkt ist caudalwärts und nur wenig nach außen gewendet. Das Wachstum dauert in der einmal eingeschlagenen Richtung an, die gesamte Zellenvermehrung wird lebhafter und lebhafter und die Federpapille zu einem langgestreckten Kegel, der, wie gesagt, im allgemeinen caudalwärts sich wendet. Zusammen mit ihrem Epithelüberzuge wird die Federpapille als Federkeim bezeichnet.



Fig. 162. Längsschnitt durch die Federpapillenanlage einer Embryonaldune von der Taube; die Rückwärtsneigung der Papillenachse ist beträchtlich. Etwas späteres Stadium als in Fig. 161. Vergr. etwa 200. *p* Periderm. *g* Stratum germinativum. *c* Corium. (Nach Davies, 1889. Taf. XXIII, Fig. 2.)

Hieraus ergiebt sich folgendes, was Keibel (1895, S. 645) als eine in betreff der späteren Entwickelung der Feder besonders bedeutsame Thatsache hervorhebt. Nach dem Durchbruch durch die Federscheide (p. 270) und dem Verschwinden der letzteren entspricht die dorsale oder äußere Seite der definitiven Feder der ganzen Oberfläche des Federkeimes und die innere der Lederhaut zugekehrte Seite der Feder der inneren Fläche des Federkeimes, die ursprünglich der Federpapille zugekehrt ist.

Die Oberfläche der Coriumpapille bleibt nun nicht glatt. Indem die Zellenwucherung in ihrem Inneren andauert, erheben sich dünne Leisten, deren Zwischenräume mit rundlichen Intermediärzellen (Davies, 1889) ausgefüllt sind, die zwischen der äußersten und innersten Epidermiszellenlage eingeschaltet liegen (Fig. 163. Fig. 164); sie entsprechen dem Stratum germinativum. Ins Innere der Coriumpapille sind bereits Blutgefäße hineingewachsen (Fig. 165 *Bg*).

Es sind nun in der Bildung der Längsleisten nach Davies (1889) zwei Prozesse zu unterscheiden, nämlich erstens eine raschere Erzeugung von Intermediärzellen in einigen Teilen der Cylinderzellenlage;

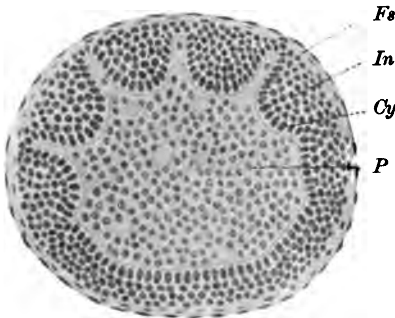


Fig. 163.



Fig. 164.

Fig. 163. Etwas schräg verlaufender Querschnitt eines Dunenfederkeimes eines Embryo vom Huhn, nahe dessen Basis, am Beginn der Längsleisten. Vergr. etwa 200. Das Periderm umgiebt die ganze Figur. *Fs* Federscheide. *In* Intermediäre Zellen. *Cy* Cylinderzellenschicht. *P* Pulpa der Federpapille. (Nach Davies, 1889. Taf. XXIII, Fig. 5.)

Fig. 164. Querschnitt durch eine verlängerte Federpapille vom Flügel eines ca. 20 Tage alten Embryo vom Pinguin (Eudyptes chrysocoma L.). Vergr. 250. Man sieht die radiäre Anordnung der Zellen. (Nach Studer, 1878. Taf. XXV, Fig. 6.)

zweitens aber tritt später eine nach außen gerichtete Ausbreitung der Cylinderzellenanlage zwischen den Intermediärzellen in denjenigen Partieen ein, wo die Erzeugung der letzteren weniger schnell stattgefunden hat. Der letztgenannte Prozeß überwiegt beim Huhn im Vergleich zur Taube und spielt die Hauptrolle bei der Entwickelung der definitiven Feder.

Die in Vermehrung begriffenen Zellen der inneren, dem Stratum germinativum entsprechenden Schicht drängen nicht nur den Federkeim nach außen, sondern bewirken auch eine Einstülpung dieser Schicht oder ein Einwachsen des Federkeimes in die tieferen Schichten des Corium. Diese anscheinende Einstülpung wird dadurch bedingt, daß die ganze Hautoberfläche, entsprechend dem Wachstum des ganzen Embryo, sich ausdehnt, gegen welche Ausdehnung das Wachstum des

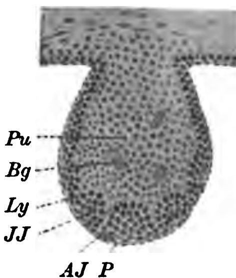


Fig. 165. Etwas schräg geführter Querschnitt eines Federkeimes einer Embryonaldune eines Taubenembryo. Späteres Stadium, als das von Fig. 163. Vergr. ca. 200. *Pu* Pulpa der Federpapille. *Bg* Blutgefäßdurchschnitte. *Ly* Cylinderzellenschicht. *JJ* Innere Intermediärzellen. *AJ* Aeußere Intermediärzellen. *P* Periderm. (Nach Davies, 1889. Taf. XXIII, Fig. 4.)

Federkeimgrundes zurückbleibt. Das Periderm und die äußersten Lagen der Epidermis gehen von der Hautoberfläche unmittelbar in die äußere Oberfläche des Federkeimes über, nehmen nicht an dem Einwachsen teil und es wird wenigstens nach Davies (1889) keine Federtasche gebildet, wenngleich eine schwache Vertiefung an der

der Hautoberfläche zugekehrten Seite des schräg gestellten Federkeimes auf Längsschnitten durch denselben sichtbar wird. In diesem Stadium ist nun bereits die Anlage des Federfollikels oder Federbalges aufgetreten. Seine Wand wird nur von einer mit dem Stratum germinativum der Epidermis zusammenhängenden Zellenlage gebildet und repräsentiert die innere Lage oder das Stratum germinativum des Follikels. Sie wird von der gleichartigen Zellenschicht des Federkeimes durch eine anfangs einfache, aus einer Zellenlage gebildete, nach außen an Dicke zunehmende und aus mehreren Lagen zusammengesetzte Schicht getrennt; die Zellen der letzteren sind abgeplattet, in die Länge gezogen und fangen bald an zu verhornen.

Die Innenmasse der Pulpa des Federkeimes, die der ursprünglichen Coriumpapille entspricht, besteht anfangs aus einer dichtgedrängten Menge von Bindegewebszellen. Später rücken diese nach außen zu, im Scheitel der Federpapille, auseinander, die Blutkapillaren vermehren sich, das Gewebe wird lockerer und besteht schließlich aus einem Netzwerk sternförmiger anastomosierender Bindegewebszellen (Fig. 166).

Durch Zwischenschiebung der sich vermehrenden Intermediärzellen werden die Leisten an der Außenfläche des Federkeimes voneinander getrennt, sie werden zu Säulen, in deren Zwischenräume die Fortsätze der Coriumpapille hineinragen und diese Säulen repräsentieren die Strahlen der künftigen Dune.

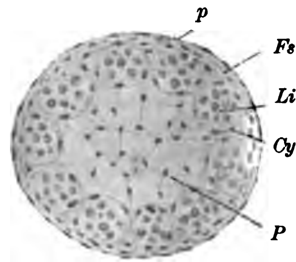


Fig. 166. Querschnitt durch das periphere Ende eines Federkeimes einer Embryonaldune vom Huhn. Ewas späteres Stadium als Fig. 165. Vergr. etwa 260. *p* Periderm. *Fs* Federscheide. *Li* Längsleisten. *Cy* Cylinderzellenschicht. *P* Pulpa der Federpapille. Nach Davies, 1889. Taf. XXIII, Fig. 7.)

Sämtliche Veränderungen, welche schließlich zur Bildung von Dunenfederstrahlen (Fig. 167) führen, beginnen am Scheitel der Coriumpapille und schreiten nach innen hin fort. Der am tiefsten gelegene Abschnitt fasert sich aber nicht in Federstrahlen auf, bleibt einheitlich, cylindrisch und wird als Dunenfederspule (Calamus) bezeichnet.

Bei der Umwandlung der geschilderten Zellensäulen in Federstrahlen ist die Verhornung der betreffenden Zellen das wesentliche. Die Vorgänge verhalten sich nach H. Rabl (1896, S. 460) durchaus wie bei den verhornenden Zellen der Kopfhaare des Menschen. Die

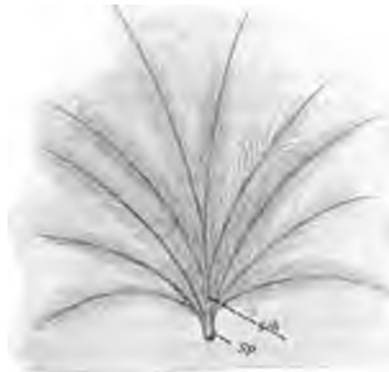


Fig. 167. Kleine Erstlingsdune von der Schenkelhaut eines Kasuars (Dromaeus). Verg. etwa 3. *Sch* Schaft der Dune. *Sp* Spule. (Nach Davies, 1889. Taf. XXIII, Fig. 51.)

Kerne in den Zellen der Nebenstrahlen der Dunenfedern degenerieren in ganz analoger Weise wie bei den Haaren, ihr Kerngerüst zerfällt in eine Anzahl kleinster Chromatinkugeln, diese Körnchen, werden bei gleichzeitiger Verkleinerung der Kerne, weniger scharf, fließen zusammen und schließlich verlieren letztere ihre Affinität zu Kernfärbemitteln.

In der Gegend der Dunenspule wird nach Davies (1889) nun eine Reihe von kegelförmigen, hornigen Kappen gebildet, welche unterhalb, zum Teil innerhalb der benachbarten liegen und an ihren Spitzen durch eine hornige Faser mit einander verbunden sind. Sie entstehen, indem das Pulpagewebe an seinem obersten Ende resorbiert wird, wobei die Cylinderzellenlage sich zusammenzieht, an Dicke zunimmt und an ihrer Oberfläche eine Lage von verhornenden Zellen bildet. Diese letzteren sind unnachgiebiger, daher trennt sich bei weiterer Zusammenziehung die untere Schicht von der oberen, zieht sich wieder zusammen, erst rasch, dann langsamer, bis sie wieder eine gewisse Dicke erreicht und der Prozeß sich von neuem wiederholt.

Die Höhlung unterhalb jeder Hornkappe scheint zuerst mit Plasma erfüllt zu sein, welches allmählich verdunstet. Somit bilden die Zellen der Cylinderzellenlage die dütenähnlichen hornigen Gebilde, welche über der sich zurückziehenden Pulpa auftreten und in der Spule die Federseele aufbauen. Beim Rückzuge der Pulpa und der vollendeten Verhornung aller Teile bleibt die Dune immer noch von einer dünnen, der äußersten Schicht der Epidermis angehörenden, also dem Periderm entsprechenden Federscheide bedeckt.

Nach dem Ausschlüpfen des Vogels aus dem Ei fällt diese Federscheide ab, die Hornkappen fallen ebenfalls weg, die Federstrahlen breiten sich über die Hautoberfläche aus. Zugleich werden die äußeren Epidermisschichten der Haut abgeworfen und durch Einsenkung entsteht eine in die Tiefe vordringende Spalte, nämlich die Höhlung der Federtasche. Die Entwickelung der Embryonaldune ist damit vollendet.

Bei anderen Vögeln werden die einfachen Hornstrahlen der Taube durch kompliziertere Gebilde ersetzt, namentlich ist dies bei der Ente und dem Huhn der Fall; bei letzterem bestehen sie aus Rinden- und Marksubstanz und sind mit Nebenstrahlen versehen.

Bei den meisten Vögeln sind die Embryonaldunen Pinseldunen (Fig. 167).

Die von der Spule ausgehenden Nebenstrahlen fahren pinselförmig auseinander, sobald sie über die Hautoberfläche hervorgetreten sind. Dagegen besitzt die Embryonaldune bei den Cursores, Rasores und Lamellirostres einen kürzeren oder längeren Schaft (Scapus oder Rhachis). Die ältere Ansicht, wonach die Bildung dieses Schaftes auf einer Verlängerung und Verdickung des freien Endes der Spule beruht, scheint zuzutreffen, obgleich manche den Schaft als einen Hauptstrahl auffassen, der auf Kosten der Nebenstrahlen an Länge und Dicke zugenommen hat. Bei der Ente und namentlich beim Pinguin (Fig. 168) ist dies Verhalten leicht ersichtlich; beim Dromaeus gehen die Nebenstrahlen von der Spule aus, mit Ausnahme der centralen vier (Fig. 167), welche aus einem kurzen dünnen Schaft hervorgesproßt sind. Bei diesem Vogel besteht nach Studer (1878) insofern eine Abweichung, als die äußeren Epidermisschichten bereits im Ei abgeworfen werden, so daß das Tier schon mit freien Dunenstrahlen

das Ei verläßt, während bei anderen Vögeln die äußeren Epidermisschichten erst vom jungen Vogel abgeworfen werden, der anfangs fast wie mit Haaren bedeckt zu sein scheint, weil sich nämlich die Nebenstrahlen noch nicht entfalten konnten.

Die definitive Feder (Penna) geht ebenfalls aus einem Federkeim hervor, der zum Unterschiede als **definitiver Federkeim** bezeichnet wird. Das in das Corium eingesenkte Ende des Dunen-

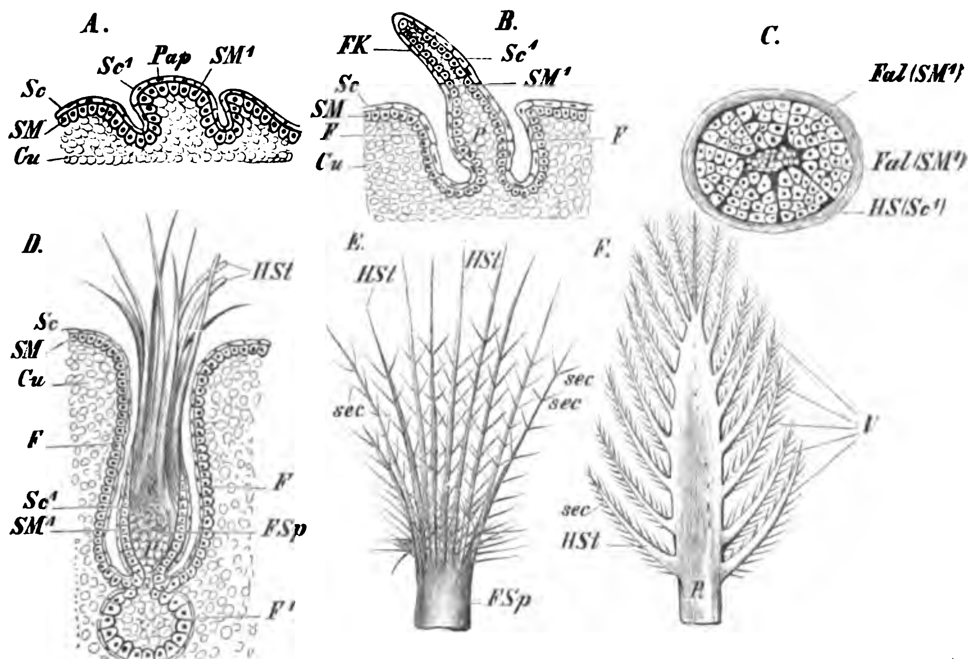


Fig. 168. Sechs Stadien der Federentwickelung. Nach STUDER (1878) und WIEDERSHEIM (1888). A Senkrechter Durchschnitt, einer Federpapille von der Bauchhaut eines ca. 20-tägigen Embryo vom Pinguin (Eudyptes chrysocoma L.). Vergr. 110. B Längsschnitt einer Federpapille vom Flügel eines ca. 20-tägigen Embryo vom Pinguin. Vergr. ca. 110. C Querschnitt einer Federpapille vom Flügel eines ca. 20-tägigen Embryo vom Pinguin. Vergr. 250. D Längsschnitt durch den Federbalg einer Embryonaldune des frisch ausgekrochenen Pinguin. Vergr. ca. 110. E Embryonaldune vom Rücken eines frisch ausgekrochenen Pinguin. Vergr. ca. 10. F Feder der Ruderschwinge eines Pinguin von der Innenfläche.

Cu Corium. *SM* Stratum germinativum. *Sc* Stratum corneum. *SM*¹ Stratum germinativum auf der Federpapille. *Sc*¹ Stratum corneum auf der Federpapille. *Pap* Federpapille. *FK* Federkeim. *FF*¹ Federfollikel. *P* Pulpa. *Fal* (*SM*¹) Faltungen des Stratum germinativum im Inneren des Federkeimes, im Querschnitt. *HS* (*Sc*¹) Stratum corneum, welches diese Faltungen außen umschließt. *FSp* Federspule. *HSt* Strahlen der Federspule. *sec* sekundäre Strahlen. *R* Schaft der Feder. *V* Federfahne.

federkeimes erweitert sich, umschließt eine größere Pulpahöhlung und dringt tiefer in das Corium. Der definitive Federkeim ist als eine in die Tiefe dringende Fortsetzung (Fig. 168*D*) des Dunenfederkeimes zu betrachten (STUDER, DAVIES); da, wo in der Tiefe die Strata germinativa des Federkeimes und des Federfollikels ineinander übergehen, krümmt sich das auf dem Längsschnitt abgerundete Ende nach der Achse hin und so entsteht eine enge Oeffnung des Federfollikels an

der Basis des Federkeimes. Dies ist der Nabel (Umbilicus), durch welchen Blutgefäße aus dem Corium in die Federpapille eintreten. Sie bilden ein Kapillarnetz in der letzteren, durch welches dieselben und der Federkeim mit Nahrungsmaterial versehen werden.

Nach und nach trennt sich vermöge der Bildung eines Spaltes die Oberfläche der Federspule von der Wand des Follikels. Der Federfollikel entsteht mithin (Davies, 1889) nicht als eine einfache Einstülpung, sondern vielmehr als Einsenkung einer soliden Zellenmasse, in welcher die Follikelhöhle anfangs als einfache Spalte auftritt. Die Federstrahlen, welche die Federfahne (Vexillum) im Gegensatz zum Federschaft bilden, entstehen in anologer Weise wie bei der Embryonaldune.

Was den Federfollikel selbst anlangt, so stammt seine bindegewebige Hülle vom Corium. Der Papillarkörper des letzteren wird in die Tiefe geschoben und bildet eine Art Tasche, in welche die Einsenkung des Federkeimes und die Epidermisanlage des Follikels von Anfang an eingeschlossen sind. Die Zellen des Corium liefern Fasern, die in der die Dunenspule umgebenden Gegend cirkulär, mehr in der Tiefe longitudinal angeordnet sind; an dem am tiefsten gelegenen Ende des Follikels treten die Blutgefäße ein. -- In Wahrheit beruht die Einsenkung auf einem Zurückbleiben des Wachstums nach außen in dieser Gegend; das Ernährungsmaterial wird weniger für das Corium als für die Feder selbst verbraucht. Im Grunde des Federfollikels bleibt eine vollständige Cutispapille, die definitive Federpapille zurück, sie besteht aus Epidermis und Bindegewebe u. s. w. wie jede Cutispapille. Sie wächst zur Zeit der Mauser und liefert eine neue Feder. Die Details der Bildung der definitiven Federn wechseln je nach der Art derselben (Schwungfedern, Flaumfedern u. s. w.) und gehören dem zoologischen Gebiet an. — Schwungfedern oder die großen Flügelfedern der Vögel bilden sich in derselben Weise wie die übrigen Federn, nur frühzeitiger, und entwickeln sich rascher, ohne bedeutendere Differenzen darzubieten. Jedoch dauert es nach Pernitza (1871) beim Hühnchen noch viele Tage nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei, bis die Schwungfedern soweit ausgebildet sind, daß sie aus ihrer Tasche, die auch Federscheide genannt wird, hervorbrechen. Letztere ist bindegewebig und nicht mit der oben genannten (p. 270), dem Periderm entsprechenden zu verwechseln.

Stacheln.

Erinaceus europaeus. Die Stacheln des Igels legen sich interessanter Weise gerade so an wie die Vogelfedern. Im Beginn fand Davies (1889) bei einem Embryo von 13—14 mm Länge in der Rückenhaut zahlreiche weißliche, trübe Hervorragungen, die aus einer Anhäufung von Bindegewebszellen unter einer leichten Erhebung der Epidermis bestehen. Letztere besitzt ein Periderm, mehrere Lagen von Zellen des Stratum germinativum und in der Tiefe eine Cylinderzellenlage (Fig. 169). Somit handelt es sich um eine Papillenanlage, auf der sich der Stachel entwickeln würde. Maurer (1892*, p. 729; 1893) bestreitet aber, daß dies jemals der Fall sei und meint, daß es in der Igelhaut unzweifelhaft Papillen gebe, auf denen sich niemals Stacheln oder Haare entwickeln; ob auf dem Rücken des erwachsenen Igels Papillen vorkommen, erscheint jedoch nicht aufgeklärt. Wie dem

sei, so entsteht etwas später eine unzweifelhafte Stachelanlage als flache Einsenkung einer Epidermiswucherung, die in die Tiefe dringt. Die Cylinderzellenlage baucht sich nach der Tiefe hin aus, ihre Cylinderzellen vermehren sich und bilden nach MAURER eine Epithelknospe,

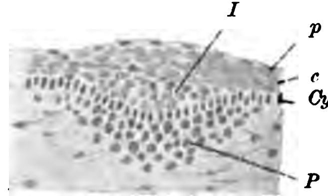


Fig. 169. Anlage eines Stachels vom Rücken des Igels (Erinaceus europaeus) nach DAVIES. *I* Intermediärzellen der Einsenkung. *p* Periderm oder Epitrichialschicht. *c* Stratum corneum. *Cy* Cylinderzellenschicht. *P* Anhäufung von Bindegewebszellen des Corium. (Nach DAVIES, 1889. Taf. XXXV. Fig. 36.)

die von mehreren Zellenlagen des Stratum germinativum, nach DAVIES auch noch vom Periderm bedeckt wird. In der Tiefe wuchern die Bindegewebszellen des Corium. In einem weiteren Stadium entsteht eine solide Einstülpung der Epidermis in das Corium hinein, darunter liegt die Anhäufung von Bindegewebszellen und schließlich bildet sich auf dem Grunde des späteren Stachelfollikels eine Coriumpapille wie bei der Feder die Federpapille. Die Cylinderzellenlage differenziert sich dann weiter in Lagen der Wurzelscheide u. s. w. des künftigen Stachels. Die Coriumpapille wird länger und länger, die Wurzelscheiden nehmen auch an Dicke zu, die centralen Zellen beginnen zu verhornen und in seiner ersten Erscheinung reicht der ausgebildete Stachel als ein feiner Hornfaden nur bis zum Niveau der künftigen Talgdrüsen.

Merkwürdiger Weise entstehen genau wie bei der Feder auf den epidermalen Wänden des Stachelkeimes eine Reihe von Längsleisten, so daß ein Querschnitt große Aehnlichkeit mit dem eines Federkeimes in demselben Stadium, wie Fig. 164 zeigt. Später wachsen diese Leisten gegen das Innere der Papille hin, teilen sie in eine Anzahl tiefer longitudinaler Abschnitte und lassen nur eine kleine axiale Partie ungeteilt, so daß die große Aehnlichkeit mit dem Federkeim nach DAVIES nur vorübergehend ist. Der Stachel bleibt ein einheitliches Gebilde, während die Feder seitliche Federstrahlen erhält.

Die mikroskopischen Vorgänge bei der Stachelbildung hat SPRENGER (1898) noch im einzelnen geschildert. Die ersten Anlagen der Stacheln, der Borsten oder kleinen Stacheln und der Haare unterscheiden sich beim Embryo des Igels von 2 cm Körperlänge nicht wesentlich. Die Stachelanlage beginnt mit einer Epidermiswucherung; das Periderm geht glatt über den Stachelkeim hinweg, der sich in das unveränderte Corium hineinsenkt. Bald jedoch nimmt das letztere teil, seine Bindegewebszellen vermehren sich an dem rundlichen Ende des mehr senkrecht zur Oberfläche in das Corium hineinwachsenden Epidermiszapfens. Dann tritt als erste Anlage der Talgdrüsen eine leichte seitliche Ausbuchtung in der Mitte der Länge des Epidermiszapfens auf. Nach und nach flacht sich der Grund des späteren Stachelfollikels ab, erhebt sich zu einer Papillenanlage, indem die Bindegewebswucherung sich in die Basis der Stachelanlage etwa wie die äußere Höhlung einer Weinflasche hineindrückt. Die Stachelpapille ist jetzt kegelförmig mit abgestutzter Spitze. Von ihr erhebt sich der primitive Stachelkegel, welcher den späteren Stachel

nebst der inneren Wurzelscheide repräsentiert. Dieser Kegel ist an seinem äußeren Ende zugespitzt und seine Zellen sind namentlich an der Kegelbasis dunkler gefärbt; außerdem ziehen sie sich in die Länge; Fettkörnchen sind nicht vorhanden. Im folgenden Stadium wird die Stachelpapille mehr rundlich, erhält an ihrer Basis einen eingeschnürten Hals und läßt die innere Wurzelscheide mit ihren Schichten unterscheiden. Die mittlere Lage besteht aus zwei Zellenlagen und diese Zellen enthalten bereits Keratohyalinkörnchen, wogegen die äußere Lage nur aus einer einzigen Lage von helleren Zellen besteht. Auch die Zellen der späteren inneren Lage sind frei von Keratohyalinkörnchen und mehr länglich-spindelförmig. Die Zellen der äußeren Wurzelscheide verhalten sich wie früher. Dann beginnt der Stachelkeim eine Neigung gegen die Cutisoberfläche zu bekommen, die Anlage des Stachels selbst wird länglich und die Zellen seiner oberflächlichen Lagen, sowie die innere Lage der inneren Wurzelscheide werden hyalin und glänzend, infolge der beginnenden Keratisation. Im weiteren Verlauf der Keratisation reicht das freie Ende des Stachels bis zur Oberfläche der Epidermis und zieht sich in eine feine Spitze aus. Die einzelnen Zellen verschmelzen zu einer soliden glänzenden Hornmasse, die nur eine Längsstreifung erkennen läßt. Die Keratisation schreitet von der Spitze nach der Tiefe und von der Rinde nach dem Mark hin fort. Um die Papille herum im Centrum des Stachelkeimes treten rundliche oder ovale, spindelförmige und sternförmig verästelte Pigmentzellen auf.

Der Stachelfollikel beginnt sich dann in eine innere quergestreifte und eine äußere dünnere, längsgestreifte Schicht zu differenzieren. Direkt an die äußere Wurzelscheide grenzt eine feine helle strukturlose Glasmembran. Die letztgenannte Wurzelscheide besteht in der Tiefe aus 2—3 Lagen mehr rundlicher Zellen, weiter nach außen folgen 4—5 Zellenlagen, von denen die äußersten die Form niedriger Cylinder haben. Die Stachelpapille wird nach und nach länglich, zwiebelförmig und ragt mit Fortsätzen in den Stachelkeim hinein. Letzterer zeigt auf dem Querschnitt anfangs 12—15 leichte Einkerbungen, zwischen welche je ein stumpfer Vorsprung der sehr gefäßreichen Stachelpapille hineinragt.

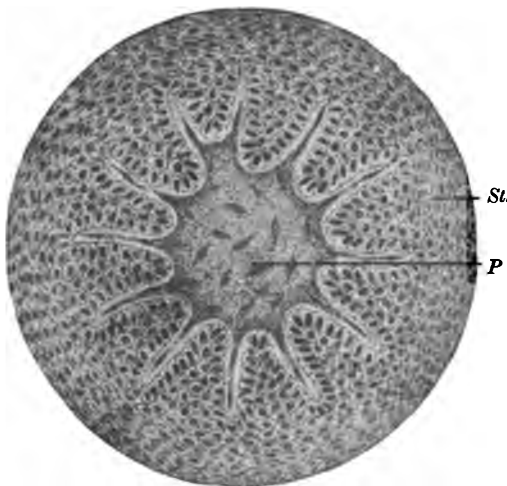


Fig. 170. Querschnitt durch die Anlage eines Stachelkeimes vom Igel (Erinaceus europaeus). *Stk* Stachelkeim. *P* Stachelpapille. Man sieht lange, radiäre, in den Epithelkranz nach Art eines Sternes hineinragende Strahlen. (Nach Sprenger, 1898, Taf. IX, Fig. 9.)

Nach und nach werden die Fortsätze der Papille länger, die Einkerbungen bilden sich zu Rindenleisten des Stachels aus, die Papille erscheint auf dem Querschnitt wie ein Stern mit Strahlen

(Fig. 170). Indem die Keratisation von der Rinde her fortschreitet, differenzieren sich die den Fortsätzen der Stachelpapille zunächst liegenden Zellen zu Markzellen, die anfangs eine mehr cylindrische Form aufweisen. Während sie sich vermehren, schrumpfen die Fortsätze der Stachelpapille. Sie atrophieren schließlich und erscheinen als spärliche Bindegewebsfasern mit einzelnen eingelagerten spindelförmigen Bindegewebszellen. Schließlich füllen die Markzellen das Innere des Stachels vollständig aus.

Während die Stachelpapille selbst sich verkürzt, verhornt auch die Peripherie der Markzellen, Luft dringt nicht nur in sie, sondern auch zwischen sie ein und bedingt die weiße Farbe des fertigen Stachels. Indem der Stachel nach und nach bis zur Mündung des Stachelfollikels wächst, rollt er sich wenigstens innerhalb des Follikelhalses auf. Am Igelfoetus kurz vor der Geburt sind in der Haut des Rückens Reihen von Wülsten vorhanden, aus denen die Spitzen der Stacheln nach und nach hervordringen, die letzteren sind 11—12 mm lang (Davies, 1889), schief caudalwärts gerichtet, und nach der Geburt treten sie aus den Follikeln hervor. Dann beginnt auch die Pigmentbildung, die gefärbten Stacheln nehmen an Zahl zu, bis schließlich die angeborenen farblosen Stacheln verschwunden sind.

Die Marksubstanz im Inneren des Stachels bildet sich in ähnlicher Weise wie in der Feder, die Zellen ordnen sich in Reihen, die aber nicht ganz bis zur Spitze des Stachels reichen. Die Marksubstanz geht von einer dem Hohlkolben eines Haares ähnlichen Verdickung am Grunde des Stachelfollikels aus, während sie nach außen hin immer mehr an Dicke abnimmt und schließlich sehr dünn wird. Die Stachelpapille verhält sich mikroskopisch wie die Anlage der Federpapille, sie enthält ein Netzwerk von anastomosierenden, sternförmigen Bindegewebszellen.

Wie bei der Feder, tritt nach dem Gesagten eine Art von Faltenbildung an der Coriumpapille auf, zur Vergrößerung der Oberfläche, wie sie dem Stachel entspricht, der bedeutend stärker wird, als ein Haar.

Monotremen. Eine ganze Reihe von Echidnaembryonen hat Römer (1898) untersucht. Das Integument der Monotremen hat, trotzdem es bei ausgebildeten Tieren für nichts weniger als primitiv gelten kann, doch besonders in frühen Stadien, aber auch in einzelnen Besonderheiten des späteren Lebens primitive Zustände bewahrt. Hervorzuheben ist die Anordnung der Stacheln bei ihrer ersten Anlage in Längsreihen, der frühe Durchbruch der Stacheln an den Seiten des Körpers, die Entstehung der Gruppen durch Teilung von einer einheitlichen Anlage aus und die papillären Erhebungen hinter den größeren Stacheln. Diese papillären Erhebungen faßt Römer als die Reste eines ehemaligen Schuppenkleides auf.

Ein Schwanzstachel wird dem Löwen zugeschrieben; nach Leydig (1860) handelt es sich nur um eine große und nervenreiche Papille, von deren Entwickelung allerdings nichts bekannt ist, die aber einer Haarpapille gleicht. Einen ebensolchen Stachel besitzt Puma concolor nach einem anonymen Autor (1855) und mehr nagelähnliche Schwanzstacheln beschreibt Gould (1841) von Macropus unguifer, sowie der im Litteraturverzeichnis citierte Anonymus (1855) von Affen der alten Welt, Semnopithecus melalophus, Semnopithecus nasalis, Semnopithecus pyrrhus, Colobus Temminckii, Colobus Guereza.

Haare.

Was die Terminologie anlangt, so wird der flache hohle Kegel, mit welchem das normale Haar auf der Haarpapille aufsitzt, als Hohlkolben, Bulbus pili cavus (Haarknopf), das verdickte und aufgefaserte, von der Haarpapille abgehobene Ende des ausfallenden Haares als Vollkolben (Bulbus pili solidus, Haarkolben, Haarzwiebel) bezeichnet, beides nach Waldeyer's Vorschlag. An der inneren Wurzelscheide sind drei Lagen zu unterscheiden, nämlich die innere Lage oder Cuticula, die mittlere Lage oder Huxley'sche Scheide und die äußere Lage oder Henle'sche Scheide (vergl. W. Krause, 1876. p. 109). Die zuerst auftretenden primitiven Haare werden beim Säugetierfoetus als Wollhaare Lanugo (vergl. unten) bezeichnet; sie entsprechen den Embryonaldunen bei den Vögeln.

Die früheste Anlage des Haares besteht in einer ganz flachen, linsenförmigen Einsenkung des Corium (Fig. 171), die durchaus keine hügelförmige Hervorragung der Epidermis veranlaßt. Gleichzeitig mit der Wucherung von Zellen des Stratum germinativum, welche diese Einsenkung bewirkt, zeigt sich bereits eine Wucherung von Mesen-



Fig. 171.

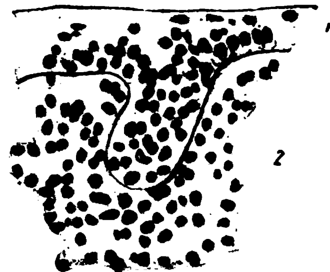


Fig. 172.

Fig. 171. Erste Anlage eines Nebenhaares in der Gesichtshaut eines 14-tägigen Foetus vom Kaninchen. Müller'sche Flüssigkeit, Alkohol, Haematoxylin, Xylol, Paraffin, Kanadabalsam. Vergr. 500. *1* Epidermis, vom Periderm bedeckt. *2* Corium. Dasselbe zeigt eine Vertiefung, woselbst die gewucherten Epidermiszellen die erste Anlage des Haares repräsentieren. Letztere steht nicht genau senkrecht auf der Ebene der Cutis, sondern es ist die Richtung der Zellenwucherung etwas geneigt, beim Eindringen in das Corium reicht sie nach links ein wenig tiefer hinein (vergl. Fig. 172). (Zeichnung von Dr. Sokolowsky in Berlin.)

Fig. 172. Anlage eines Nebenhaares in der Gesichtshaut eines 14-tägigen Foetus vom Kaninchen. Müller'sche Flüssigkeit, Alkohol, Haematoxylin, Xylol, Paraffin, Kanadabalsam. Vergr. 500. Die Anlage ist weiter vorgeschritten als in Fig. 175. Die cylindrischen Zellen der tiefsten Lage der Epidermis senken sich in das Corium ein, die ganze sackförmige Haaranlage steht ein wenig schräg, zur rechten Hand, geneigt gegen die Ebene der Cutisoberfläche. *1* Epidermis, *2* Corium. Zeichnung von Dr. Sokolowsky in Berlin.

chymzellen, den Bindegewebszellen des Corium. Beide Wucherungen liegen nicht senkrecht zur Oberfläche übereinander, wie Okamura (1899) gezeigt hat, sondern nebeneinander. Die Wucherung in der Epidermis entspricht der Haaranlage, diejenige im Corium repräsentiert den späteren Haarbalg nebst dessen Papille. Sehr bald und an weiter fortgeschrittenen Haaren desselben Schnittes schon sichtbar erscheint

die Richtung des Haares schräg zur Cutisoberfläche angedeutet, die mehr und mehr zunimmt (Fig. 172), so daß der künftige Haarfollikel mit seiner Längsachse beinahe parallel der Cutisoberfläche zu liegen scheint, während das blinde Ende des Haarbalges ganz seitlich gerichtet sich zeigt.

Am dichtesten sind die Bindegewebszellen an jener Seite der Haaranlage gelagert, die mit der Oberfläche einen spitzen Winkel einschließt. Der Neigungswinkel des späteren Haares ist nur klein, in seiner Größe verschieden und daher schwer numerisch zu bestimmen. Die Haarpapillen entstehen somit nicht aus kleinen Bindegewebshöckern, die durch angehäufte Bindegewebszellen gebildet werden, der Epidermis entgegen wachsen und von RETTERER (1894) beim Pferde als Nodules conjunctives bezeichnet wurden; letztere sind vielmehr nicht konstant. Je schiefer die Haaranlage gerichtet ist, desto früher ist die Haarpapille vorhanden (beim Hund und der Ratte), oder sie ist wenigstens früher erkennbar.

Mögen die Haaranlagen oder Epidermiszapfen auch nahezu senkrecht zur Oberfläche in das Corium einzudringen scheinen, so liegen doch die dichtgedrängten Bindegewebszellen seitlich von der Achse des Epidermiszapfens wie bei den Monotremen (s. unten). Alle diese Verhältnisse sind nach OKAMURA in gleicher Weise für den Menschen, den Hund, das Kaninchen, Meerschweinchen, Schwein und die Ratte nachweisbar. Je länger die Haarbälge werden, desto schiefer zur Oberfläche wird ihre Richtung. Dies muß wohl von Spannungsunterschieden in der Cutis abhängen, die jedoch im einzelnen nicht genau ermittelt sind.

Die feineren Details der Haarentwickelung sind hauptsächlich erst durch eine Arbeit von MAURER (1892) bekannt geworden. Beim Maulwurf (Talpa europaea) finden sich Haaranlagen am Rumpfe bei Embryonen von 18,5 mm Körperlänge; am Kopfe treten dieselben schon etwas früher auf. Mit freiem Auge erkennt man, wie bei den Embryonaldunen der Vögel, unregelmäßig zerstreute weißliche, teils größere, teils viel zahlreichere kleinere Knötchen. Keinerlei Anlage einer Coriumpapille ist auf der Hautoberfläche nachzuweisen, letztere ist ganz eben und die Haaranlage besteht im Anfange wesentlich aus einer Epidermiswucherung. Eine rundliche Gruppe dicht gedrängter, ebenfalls rundlicher Bindegewebszellen wird unmittelbar von dieser Epidermiswucherung bedeckt. Wie bei den Vögeln besteht die Epidermis, hier diejenige der Haaranlage, aus dem Periderm, das hier als Epitrichium bezeichnet zu werden pflegt, sodann aus einer Cylinderzellenschicht und dem zwischen beiden eingeschalteten Stratum corneum. Das letztere wird auch wohl Intermediärschicht genannt, die Cylinderzellenschicht repräsentiert das Stratum germinativum und beide werden von dem aus einer einzigen dünnen Zellenlage mit achromatophilen, sehr stark abgeplatteten, in der Flächenansicht runden Kernen bestehenden Periderm bedeckt.

Die Epidermis selbst besteht zu dieser Zeit ebenfalls aus dem Periderm, dem Stratum corneum und der Cylinderzellenlage, und jede derselben nur aus einer einzigen Zellenlage. In der Nachbarschaft der Haaranlage hat sich jedoch die Epidermis durch Vermehrung der Zellen des späteren Stratum corneum etwas verdickt. Die Haaranlage besteht aus einer doppelten Lage von Cylinderzellen, deren längliche Kerne senkrecht zur Hautoberfläche gestellt sind (Fig. 173). Diese

Zellen sind radiär gegen einen Punkt der freien Oberfläche konvergierend angeordnet und im Centrum der Anlage befindet sich eine kleine Vertiefung, woselbst das Periderm fehlt, so daß die dahin ge-

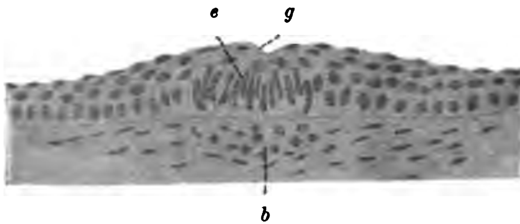


Fig. 173. Erste Anlage eines Haares vom Maulwurf (Talpa europaea) im senkrechten Durchschnitt der Haut in der Seitengegend des Bauches, von einem 18,5 mm langen Foetus. Vergr. 400. *e* Sog. Epithelknospe. *g* grubenförmige Vertiefung auf dem Centrum der Haaranlage. *b* Haarbalganlage. (Nach Maurer, 1892. Taf. XXIV, Fig. 1.)

richteten äußeren Enden der Cylinderzellen zugespitzt die freie Oberfläche teilweise erreichen. Hierdurch entsteht eine auffallende Aehnlichkeit mit der Anlage eines Hautsinnesorganes, z. B. einer Epithelknospe von Amphibien (s. unten). Dieses Stadium scheint aber sehr rasch vorüberzugehen, wenigstens finden sich viele Haaranlagen, deren Periderm erhalten ist.

Bei anderen Säugern sind die Verhältnisse ganz ähnlich. Untersucht sind von Beuteltieren Perameles, Dasyurus, von Carnivoren die

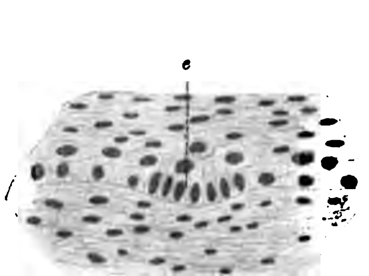


Fig. 174.

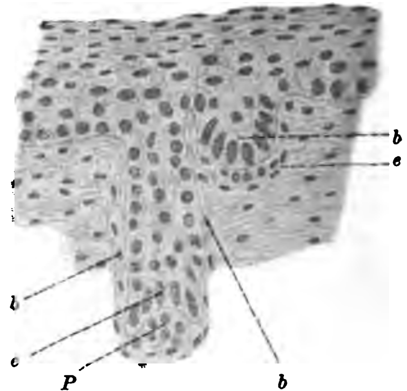


Fig. 175.

Fig. 174. Senkrechter Durchschnitt durch eine erste Haaranlage in der Haut der seitlichen Bauchwand eines Foetus der Maus (Mus musculus) von 18 mm Körperlänge. Vergr. 400. *e* Epidermiszellen der Haaranlage. Das Corium ist noch unbeteiligt. (Nach Maurer, 1892. Taf. XXIV. Fig. 10.)

Fig. 175. Senkrechter Durchschnitt der Haut in der Seitenlinie durch eine Haaranlage, die weiter vorgeschritten ist als die von Fig. 174, in der Haut der seitlichen Bauchwand desselben Foetus der Maus (Mus musculus) von 18 mm Körperlänge. Vergr. 400. *e* Sog. Epithelknospe. *b* Haarbalganlagen. *P* Haarpapille. (Nach Maurer, 1892. Taf. XXIV. Fig. 11.)

Katze, von Nagern die Maus (Maurer, 1892). Die erste Anlage (Fig. 174) wird stets dargestellt durch eine lokale, scharf begrenzte knospenartige Wucherung der tiefen Zellenlage der Epidermis; bei

den genannten Beuteltieren liegt sie auf der Spitze einer Coriumpapille und bildet auf dieser Spitze eine trichterförmige Einsenkung.

Die weitere Entwickelung geht nun folgendermaßen vor sich; am genauesten ist sie von MAURER bei der Maus studiert worden. Zunächst dringt die Zellenwucherung in die Tiefe (Fig. 175), wobei die am tiefsten gelegenen Cylinderzellen immer noch durch ihre Anordnung an eine Epithelknospe erinnern. Sie sitzen aber auf einer kleinen Coriumpapille und zugleich zeigt sich die aus spindelförmigen Bindegewebszellen bestehende Anlage eines Haarbalges, an dessen Seitenwänden sich die Epithelzellen nach und nach abplatten. Sogar bei der neugeborenen Maus erinnert die Haaranlage, trotzdem sie nach außen hin zugespitzt ist, immer noch an eine Epithelknospe, insofern sich die Epidermiszellen in der Achse des Haarbalges knospenähnlich zusammendrängen. Im Umfange der Papille dagegen werden die der Follikelwand benachbarten Zellen abgeplattet (Fig. 176). Das bei der neugeborenen Maus in zahlreichen Körnchen vorhandene Keratohyalin des Stratum granulosum setzt sich innerhalb solcher Zellen in die Mündung des Haarbalges trichterförmig hinein fort, während zwischen ihnen und der Anlage des Haares selbst sich nur rundliche Epithelzellen befinden.

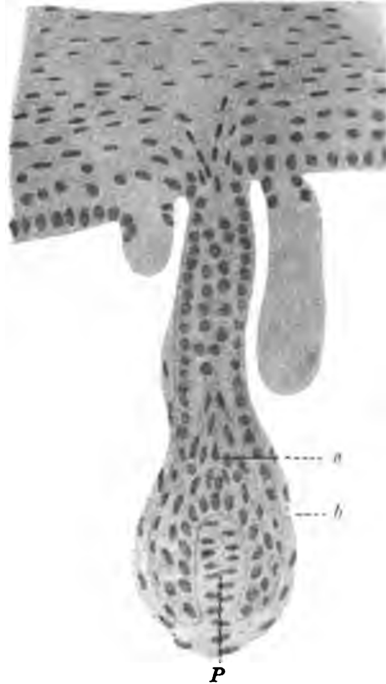


Fig. 176. Senkrechter Längsschnitt durch eine Haaranlage in der Haut der seitlichen Bauchwand einer neugeborenen Maus. Vergr. 400. *e* Sog. Epithelknospe. *b* Haarbalganlage, neben demselben sekundäre Anlagen. *P* Haarpapille. (Nach MAURER, 1892. Taf. XXIV. Fig. 12.)

Von Nerven ist zur Zeit der ersten Anlage noch nichts sichtbar, später findet man sie an der Basis der Spürhaare als starke Stämmchen. Nun ist es bekannt, daß bei den Epithelknospen die Nervenfasern als ein kleines axiales Stämmchen zu dem Centrum der Knospe verlaufen. Bei den Haaren ist die Sache ganz anders, weil die Haarpapille wenigstens keine sensiblen Nervenfasern enthält. Diese verzweigen sich, bilden einen Plexus um den Haarfollikel, und aus demselben steigen Nervenfasern zum Halse des Haarbalges auf. Sie umspinnen diesen Hals mit einem zweiten engmaschigeren Plexus dunkelrandiger Fasern, von welchem, wenigstens bei der Maus, einzelne marklose Nervenfasern sich in die Tiefe wenden. Somit erhält das Haar auf doppeltem Wege Nervenfasern, nämlich aus der Tiefe des Haarbalges und von dessen Halse her; beide Arten von Nervenfasern sollen verschiedene physiologische Bedeutung haben, und zwar die aus der Tiefe herantretenden Tastnerven, die oberflächlichen aber einfach-sensible Nerven sein. Jedenfalls

sollen sie in der äußeren Wurzelscheide verlaufen, und je nach den zu Grunde liegenden Ideen des Beobachters sind ihnen die verschiedensten Formen von Endigung zwischen oder in Epithelialzellen der äußeren Wurzelscheide zugeschrieben (W. Krause 1876. p. 541); sichergestellt ist auch durch die späteren Untersuchungsn nichts darüber.

Was die fernere Entwickelung der Haare selbst anlangt, so erkennt man beim Schafe nach Götte (1868) eine leichte Einschnürung gleich nach außen von der Haarpapille, indem der darauf folgende Hauptteil oder Körper des aus Zellen bestehenden Fortsatzes ein wenig anschwillt. Hier sind die Zellen zugleich zahlreicher und kleiner geworden.

Die innerste Lage der die Haarpapille bedeckenden Cylinderzellen liefert einen Nachwuchs von mehr spindelförmigen Zellen, die in der Achse des Fortsatzes eine Längsstreifung und schließlich die kegelförmige Gestalt des Haares selbst, inkl. der inneren Wurzelscheide, hervorrufen. Die Spitze des Kegels steckt in einem Mantel von kleinen rundlichen Zellen, die innerhalb der Cylinderzellenschicht gelegen sind und nach außen hin um die Kegelspitze herum den Zellen des Stratum germinativum sich anschließen; sie enthalten beim Schafe Fettkörnchen oder denselben ähnliche Gebilde.

Indem die kegelförmige Haaranlage weiterwächst, strecken sich die axialen Zellen nach außen in die Länge, so daß sie schließlich wie Fasern aussehen. Zuerst verhornt dann die Spitze und, nach innen fortschreitend, der Kegelmantel, während in der Achse noch körnige Zellen sich befinden. Der Kegelmantel wird daher durchscheinend, in der Achse erkennt man den verhornenden Haarschaft; dieser ver-

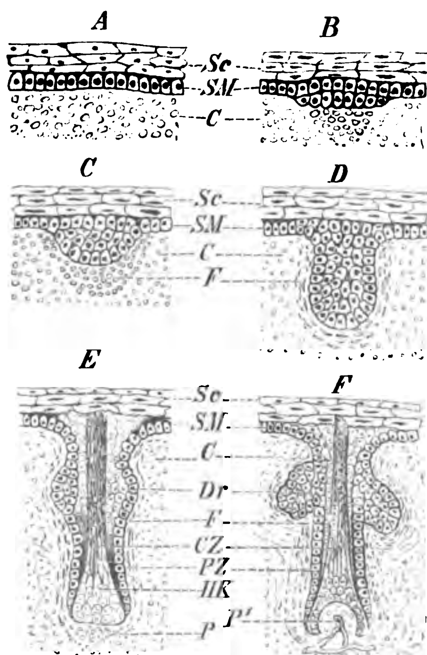


Fig. 177. Sechs Entwickelungsstadien eines Haares. Vergr. etwa 70. *A* Cutis. *B* Einbuchtung der Epidermiswucherung, Anlage des Haarkeimes. *C* Beginn des Haarfollikels, Wucherung der Mesenchymzellen des Corium. *D* Weitere Ausbildung und Auftreten der äußeren Faserlage des Haarbalges. *E* Bildung der Haarpapille und des Haarschaftes. *F* Deutliche Haarpapille mit Blutgefäß. *Sc* Stratum corneum. *Sm* Stratum germinativum. *C* Corium. *F* Aeußere Faserlage des Haarbalges. *Dr* Anlage einer Talgdrüse. *CZ* centrale Zone des Haarkeimes. *PZ* periphere Zone des Haarkeimes. *HK* Hohlkolben der Haaranlage. *P* Beginn der Bildung der Haarpapille. *P*¹ Beginn der Vascularisierung der Haarpapille. (Nach Wiedersheim, 1888. p. 25. Fig. 16.)

dickt sich am Gipfel der Haarpapille zu einem der letzteren aufsitzenden Hohlkolben (Fig. 177 *E F*.) des Haares. Die rundlichen Zellen des Kolbens rücken im Schaft nach außen, werden länglich und

verhornen. Zwischen dem Schaft und dem Kegelmantel liegt eine trübe Zellenlage, die spätere mittlere Lage der inneren Wurzelscheide, und, sie umgebend, eine glashelle Lage, die der äußeren Lage der inneren Wurzelscheide entspricht (Fig. 178). An der geschlängelt verlaufenden Schaftspitze tritt bereits die innere Lage der inneren Wurzelscheide oder die Cuticula auf, die als eine nach außen gerichtete Zähnelung der Ränder des Haarschaftes erkennbar wird. — Nach GOETTE würde sich also der Haarschaft von seiner Spitze aus bilden, während v. KÖLLIKER (A. L. I. 1879. p. 782) das Haar früher gleich in



Fig. 178. Letztes Entwickelungsstadium der Haaranlage beim Kaninchen, Sonderung des Haarschaftes, der Wurzelscheiden, Bildung des Hohlkolbens, die Schaftspitze hat eben das Periderm oder Epitrichium durchbrochen. Vergr. ca. 50. Die Haarpapille erhält durch eine nach der Peripherie gerichtete Spitze eine zwiebelähnliche Gestalt. Die cylindrischen Zellen der peripheren Lage der äußeren Wurzelscheide setzen sich in die tiefste Lage der Epidermiszellen des Stratum germinativum fort. (Nach GÖTTE, Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. IV. Taf. XIX. Fig. 12. 1868.)

seiner ganzen Länge mit Hohlkolben, Schaft und Spitze entstehen ließ. Beides ist richtig; wie v. KÖLLIKER (A. L. I. 1879, p. 784) angiebt, kommt es darauf an, ob man die Verhornung als maßgebend ansieht oder nicht; dieselbe erfolgt natürlicherweise von der Spitze aus.

Was die Wurzelscheiden betrifft, so wurde die Zusammensetzung der inneren Wurzelscheide aus zwei Schichten bereits erwähnt. Offenbar verlaufen die Zellen der äußeren Schicht in Spirallinien, woraus GÖTTE (1868. p. 285) das geschlängelte Aussehen dieser Scheide ableitet. Die äußere Wurzelscheide besteht aus cylindrischen Zellen, denen nach der Haarachse hin mehrere Lagen von abgeplatteten Zellen folgen.

Der Durchbruch des wachsenden Haares nach außen erfolgt in etwas schräger Richtung, indem die Spitze anfangs den Widerstand der Epidermiszellenlagen des Periderm, welches zu dieser Zeit glatt über die Haaranlage hinweggeht, nicht sofort zu überwinden vermag, und bei wachsendem Druck von innen her krümmt sich das Haar daher vor seinem Durchbruch durch die Epidermis und knäuelt sich nach und nach spiralig (Fig. 178) auf. — Nach WELCKER (1864) wird bei Bradypus das Stratum corneum im ganzen von den sich entwickelnden Haaren sackartig abgedrängt. Beim Vordringen der Haarspitze in schräger Richtung wird natürlicherweise das Periderm zu einem kleinen länglichen Wulste ausgedehnt; übrigens scheint nach GÖTTE die ursprüngliche aufgerollte Spitze nachträglich verloren zu gehen.

Die hervorgewachsenen Haare des Foetus werden, wie gesagt, als *Lanugo* bezeichnet. Sie sind gar nicht oder wenig pigmentiert, gelblich und folgen, zeitlich genommen, in ihren Durchbruchsterminen den Verschiedenheiten, welche sich in dieser Beziehung im Auftreten bei den ersten Anlagen des Haares ergeben. Sie bestehen aus Rindensubstanz und der inneren Lage der inneren Wurzelscheide, sind also marklos; ihre Hohlkolben sind farblos, selten beim Europäer bräunlich pigmentiert, und ihr Haarbalg enthält eine schöne Haarpapille.

Nach ihrem Hervorbrechen wachsen sie langsam weiter, am beträchtlichsten am Kopfe, werden auch mehr pigmentiert. Ein Teil stößt sich schon in den letzten Foetalmonaten ab, gelangt in die Amniosflüssigkeit, wird mit dieser verschluckt, erscheint dann im Meconium, dem Darminhalt des Foetus, und wird mit diesem vom Neugeborenen entleert.

Während des 1. und 2. Lebensjahres beim Menschen, weit rascher bei Säugetieren, fallen die Wollhaare aus und werden durch die eigentlichen Haare (Ersatzhaare, sekundäre Haare) ersetzt. Der Haarbalg und die äußere Wurzelscheide verlängern sich nach der Tiefe hin, fortsatzähnlich, und von der Haarpapille aus, die stets am Grunde des Haarbalges zu finden ist, erfolgt die Bildung des definitiven Haares. Anfangs besteht dasselbe aus einem kurzen cylindrischen, nach außen zugespitzten Schaft (v. Kölliker, A. L. I. 1879. Fig. 746), welcher der Haarpapille aufsitzt und von der äußeren Wurzelscheide umgeben wird, während von der inneren nicht viel zu sehen ist. Die Spitze des neuen Haares drängt das ausfallende Wollhaar nach außen und zur Seite, und dabei verhornt auch der von der Haarpapille abgelöste Hohlkolben des Haares nach und nach. Zugleich ändert sich seine Form, seine Höhlung verschwindet, und aus dem Hohlkolben ist ein solider Vollkolben geworden. An dem jungen Haare sondern sich die einzelnen Schichten ebenso, wie früher an dem sich bildenden Wollhaar. Letzteres wird beim Wachstum des neuen Haares immer mehr nach außen und zur Seite gedrängt, es wächst durchaus nicht weiter und fällt aus, wenn die Spitze des definitiven Haares das Niveau der Epidermis erreicht hat.

Die an verschiedenen Körperstellen vorhandenen Haare haben eine bestimmte, zumeist ziemlich genau bekannte Lebensdauer (W. Krause, 1879. Bd. II. p. 305), und ihr Ersatz erfolgt ganz in derselben Weise wie bei den Wollhaaren. Man findet daher in der Haut des erwachsenen Menschen fortwährend hier und da einzelne Haarbälge, die ein altes und ein junges Haar zugleich enthalten. Insofern zeigt sich ein Unterschied von den Wollhaaren, daß die Haarbälge beim Haarwechsel sich bedeutend mehr in die Länge ziehen. Die Haarpapille rückt anfangs mit dem alten Haare nach der Oberfläche hin, der in der Tiefe befindliche Teil des Haarbalges sinkt zu einem länglich-cylindrischen, als Haarstengel (Wertheim, 1864) bezeichneten Gebilde zusammen. Die Papille kontrahiert sich aber wieder, gelangt auf den Boden des Haarbalges, wenn das neue Haar bereits in der Bildung begriffen ist, indem an ihrer Oberfläche sich wie früher ein Hohlkolben des neuen Haares zu bilden anfängt.

Eine ältere Ansicht behauptet, daß der Hohlkolben des alten Haares beim Haarwechsel des Erwachsenen aufgesplittert sei und an einer seitlich gelegenen Stelle des Haarbalges weiter nach außen hin festsitze, auch wohl noch weiter wachsen könne. Solche Haare bezeichnete Unna (1876) als Beethaare und die Stellen, wo ihre Vollkolben scheinbar in der äußeren Wurzelscheide des Haarbalges wurzeln, als Haarbeete. Unna hat jedoch nach Sprenger (1898) diese Bezeichnungen selbst wieder aufgegeben. Soweit nicht etwa Verwechselungen mit Teilen von Talgdrüsen vorliegen, handelt es sich bei den sogenannten Haarbeeten einfach um Hineinragen von Zellen der äußeren Wurzelscheide in den Vollkolben, wie das bei der Entstehung des letzteren aus einem Hohlkolben leicht begreiflich ist. Auch über die Frage, ob die alte Haar-

papille zu Grunde geht und eine neue Papille sich bilden muß, besteht eine ausgedehnte Kontroverse. LANGER, v. KÖLLIKER, v. EBNER, SCHULIN, W. KRAUSE, FRITSCH u. a. sind einig darin, daß die alte Papille auch das neue Haar liefert. STEINLIN, STIEDA, FEIERTAG sind der entgegengesetzten Ansicht, UNNA hat einen Mittelweg vorgezogen.

Bei sehr vielen Säugetieren ist der Haarwechsel bekanntlich periodisch.

Gruppenbildung von Haaren. Die Haare entstehen nicht alle gleichzeitig. Während der Entwickelung wird das Haarkleid des Foetus immer dichter und dichter. Zum Teil entstehen die neuangelegten Haare direkt aus dem Stratum germinativum der Epidermis (Fig. 171. p. 276), und der Bildungsprozeß wiederholt genau die Vorgänge, welche bei der Anlage der ersten Haarkeime aufgetreten waren. Zum Teil aber gehen die neuen Haare sekundär aus der äußeren Wurzelscheide hervor.

Diese Bildung neuer Haare aus der äußeren Wurzelscheide des primären Haares ist am genauesten von CALEF (1900) verfolgt worden. Bei Foetus von weißen Ratten (Mus decumanus var. albina — topo) und des Schweines entstehen die Anlagen der sekundären Haare noch unterhalb der Anlage der Talgdrüse und von dieser durch einen Einschnitt getrennt. In älteren Foetus von 5 cm Körperlänge fehlt dieser Einschnitt, sowie die Talgdrüsenanlage; bei neugeborenen Ratten (Fig. 179) sind beide vorhanden. Die Anlage besteht zunächst im Corium aus einer Lage cylindrischer Zellen, wie diejenigen der tiefsten Lage des Stratum germinativum der Epidermis, mit intensiv chromatophilen ellipsoidischen Kernen. Darauf folgt nach der Achse des Haarbalges hin ein Haufen rundlicher Zellen, und ringsherum, der Gegend des späteren Halses des Haarbalges entsprechend, reicht eine ringförmige Zone von vielfach sich vermehrenden Zellen. Jene Anlage teilt sich durch einen Einschnitt in die Anlage der mehr peripher gelegenen Talgdrüse und in die des accessorischen sekundären Haares, was, wie gesagt, beim neugeborenen Tiere deutlich zu erkennen ist. Beim Foetus des Schweines sind die Verhältnisse ganz ähnlich.

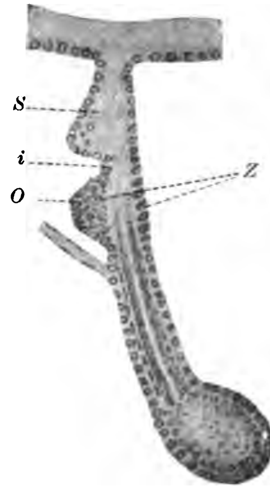


Fig. 179. Haar der Gesichtshaut einer neugeborenen Ratte von 7 cm Körperlänge. *S* Anlage der Talgdrüse. *i* Einschnitt. *O* Anlage eines accessorischen Haares. *Z* Durchschnitt der ringsherum gehenden Epithelwucherung. (Nach CALEF, 1900. Anat. Anz. Bd. XVII. p. 512. Fig. 2.)

Diese Art der Entstehung bezeichnete DE MEIJERE (1894) als seitliche Knospung, die an den zuerst angelegten Haarfollikeln vor sich geht. So entstehen sekundäre Haarfollikel und Haare. Ursprünglich sind, wenigstens bei vielen Säugern, die Haare in kleinen, aus je 3 Haaren, einem stärkeren Mittelhaar und 2 schwächeren Seitenhaaren oder Nebenhaaren, zusammengesetzten Haargruppen vorhanden. Solche erinnern auffallend an die Schuppen niederer

Wirbeltiere, weil sie wie diese ziemlich quer zur Längsachse des betreffenden Körperteiles gestellt sind. Neben diesen Haargruppen, und ganz von ihnen gesondert, können neue Einzelhaare entstehen. Oder aber es bilden sich neue, sekundäre Haarfollikel durch Knospung von den ursprünglichen aus; zumeist geht diese Knospung von den seitwärts angelegten Haaren, die, wie gesagt, als Seitenhaare bezeichnet werden, mitunter jedoch vom Mittelhaar aus. Jedenfalls ist das zuerst entstandene Haar als Stammhaar von den sekundären Nebenhaaren zu unterscheiden. Die primitive Haargruppe wird aber keineswegs aus einer einzigen Anlage gebildet, womit de Meijere der unten noch zu erwähnenden Ableitung der Haare aus Seitenorganen von Anamnioten auf das entschiedenste widerspricht. Wie bekannt, erhält sich die Gruppenstellung der Haare an vielen Körperstellen auch beim Erwachsenen; so sind in der Kopfhaut des Menschen kleine Gruppen von 3—5 Haaren zu erkennen, von denen das in der Mitte stehende als das Stammhaar zu betrachten ist.

Nach Waldeyer (1884, p. 38) finden Neubildungen, die zur Gruppenbildung führen, auch noch eine Zeitlang nach der Geburt statt, und zwar sowohl durch das geschilderte seitliche Auswachsen, als vermöge neuer Einsenkungen von Haarbalganlagen in das Corium, die zwischen den alten Haaren erfolgen. Und nach Hesse (1876) zeigt sich sogar beim Erwachsenen in der Kopfhaut eine derartige Neubildung von Haaren, Haarbälgen und Talgdrüsen, wie beim Foetus.

Die beschriebene und aus den angegebenen Verhältnissen sich erklärende gruppenweise Anordnung der Haare ist bei einigen Rassen, z. B. dem Neger, deutlicher (W. Krause, 1881. p. 49. Fig. 21), fehlt aber auch dem Europäer keineswegs.

Zeit des Erscheinens der Haare. Beim menschlichen Foetus lassen sich die ersten Anlagen der primären Haare, die als *Lanugo foetalis*, Flaumhaare, von Waldeyer (1884. p. 31) bezeichnet werden, am Ende des 3. oder Anfang des 4. Schwangerschaftsmonates erkennen.

Eble (1831) hatte sie an der ganzen Oberfläche des Körpers erst am Ende des 5. Monates aufzufinden vermocht. Nach Valentin (A. L. II. 1835. p. 222) erscheint die erste Spur der Haaranlage beim Menschen gegen das Ende des 3. und die Mitte des 4. Schwangerschaftsmonates, und zwar an allen Körperteilen ungefähr gleichzeitig. Nach Eschricht (1837. p. 40) gehen die Haaranlagen des Gesichtes den übrigen der Zeit nach bei weitem vorauf, sie durchbrechen die Epidermis an den Augenbrauen, der Stirn und um den Mund herum zuerst und zwar am Ende des 5. Monates (v. Kölliker, 1850. p. 140), und sind in der Mitte des 5. Monates länger als die übrigen Haare. An den distalen Enden der Extremitäten erscheinen sie am spätesten, erst am Ende des 6. Monates, so daß um diese Zeit der ganze Körper von Wollhaaren bedeckt wird.

Die ursprünglichen Flaumhaare beginnen im 6. Schwangerschaftsmonat beim Menschen auszufallen, indem sie durch nachwachsende Haare in demselben Haarbalg ersetzt werden. Einige Zeit nach der Geburt sind alle Flaumhaare durch Kinderhaare, *Lanugo infantilis* (Waldeyer) ersetzt. Am längsten erhält sich das foetale Flaumhaar an den Schultern. Erst mit dem Beginn der Geschlechtsreife treten die stärkeren Haare auf, die Waldeyer als reifes Haar oder Pubertätshaar bezeichnet.

Wollhaare des Schafes. Eine merkwürdige Differenz existiert nach STICKER (1887) zwischen der Entwickelung der Wollhaare gewöhnlicher Schafe und der Merinos. Bei letzteren entwickeln sie sich aus wenigen großen Zellen, während die mehr strafferen Haare gewöhnlicher Schafe aus vielen kleinen Zellen hervorgehen. Die spiralige und wellige Drehung dieser Haare erklärt STICKER aus einer Knickung, welche der Haarbalg nach außen oder nach der Peripherie hin von der Haarpapille erleidet. Wie bei einer sich rankenden Bohnenstaude werden die sich vermehrenden Zellen an der konkaven Seite der Knickungsstelle zusammengepreßt. Schon in der 18. Trächtigkeitswoche des Schafes ist ein gruppenweises Zusammensitzen der Haarwurzeln nachzuweisen.

Spürhaare oder Tasthaare. Diese Haare treten frühzeitig bei den Säugetieren auf, welche am Kopfe solche Haare besitzen. Ihre Entwickelung geht der Hauptsache nach wie bei den übrigen Haaren vor sich, nur daß alle Bestandteile zahlreicher oder mächtiger ausgebildet sind. Vor allem aber erfolgt die Ausbildung frühzeitiger. Beim Maulwurf sind sie nach MAURER (1892) schon an Foetus von 9,5 mm Körperlänge zu erkennen. Beim Kaninchen sind im Anfang der zweiten Hälfte der Trächtigkeitsperiode die Spürhaare in ihren Haarbälgen vollkommen ausgebildet und keratisiert. Ihre Haarbälge bieten zu dieser Zeit zwei beträchtliche, zellenreiche Anschwellungen dar. Die tiefer gelegene entspricht dem Boden des Haarbalges, die andere, ungefähr in der Mitte der Länge des Haarbalges gelegen, enthält außer vielen Zellen auch Blutgefäße und entspricht dem späteren venösen Ringsinus.

Nach v. KÖLLIKER (A. L. I. 1879. p. 790) treten die ersten Anlagen der Spürhaare nicht in Form von Einsenkungen in das Corium,



Fig. 180. Senkrechter Durchschnitt einer Haaranlage vom Nacken eines 75 mm langen Foetus vom Schwein. MÜLLER'sche Flüssigkeit, Alkohol, Haematoxylin, Xylol, Paraffin, Kanadabalsam. Vergr. 100. *1* Stratum corneum der Epidermis, hügelförmig aufgetrieben. *2* Stratum germinativum. *3* Corium. *4* Anlage der Haarpapille. Zeichnung von Dr. SOKOLOWSKY in Berlin.

sondern in Gestalt von kleinen Höckern auf. Dies gilt indessen keineswegs allein für die Spürhaare, sondern für stärkere Haare überhaupt, wovon die Anlage der Borsten beim Schwein, z. B. in der Nackenhaut (Fig. 180) ein Beispiel abgiebt. Die Anlagen der Spürhaare sitzen zumeist auf einer großen flachen Coriumpapille. Diese ist selbstverständlich nicht die spätere Haarpapille, sondern entspricht der

ganzen späteren Haaranlage, mit Haarbalg und allem, ebenso der Anlage des Federkeimes (Fig. 161. p. 267). Die Haarpapille entsteht erst sekundär an einer Einsenkung in der Mitte der großen Papille. Das Corium enthält Gruppen von rundlichen Zellen, an welche sich in der Tiefe abgeplattete, jene rundlichen trichterförmig umgreifende Bindegewebszellen und sogar schon Bindegewebsfibrillen anschließen. Die trichterförmige Anlage umgreifen in der Tiefe die Anlagen der Aeste eines relativ starken Nervenstämmchens und solche von Blutgefäßen. Auf der geschilderten großen Coriumpapille sitzt eine größere Platte, die aus Epidermiszellen besteht, welche sich ebenso wie die Zellenlagen der gewöhnlichen Haaranlagen voneinander unterscheiden. Nur sind die Cylinderzellen höher und ihre länglichen Kerne dicker, auch sind die sogenannten Intermediärzellen des Stratum corneum nach innen zahlreicher, und wenn auch das Periderm eine einfache Lage bleibt, so erreicht doch die gesamte Epidermiswucherung die dreifache Dicke der benachbarten Oberhaut.

Diese Wucherung ragt in eine flache, kelchförmige Vertiefung des Corium hinein, welche den Gipfel der großen Coriumpapille einnimmt, und im Centrum der letzteren beginnt wiederum eine flache Erhebung des Corium, die zu einer kleineren Papille auswächst, nämlich der späteren Spürhaarpapille. Nach und nach verstreicht die große Coriumpapille, die ganze Anlage rückt in die Tiefe und stellt wesentlich einen nach innen in das Corium hineinragenden Epithelzapfen dar, über welchen hin die platten Zellen des Periderm sich fortsetzen.

Die Lippenhaare des männlichen Foetus beim Menschen bieten so viel bekannt ist, keine Besonderheiten.

Kleine Erhebungen der Cutis als erste Haaranlagen fand Feiertag (1875) nur an den primitiven Haaren der Schnauze und der Augengegend beim Schaf und Schwein. An den später auftretenden Haaren dieser Gegenden, sowie an allen sonstigen Haarkeimen findet keine primäre Erhebung der Cutis statt. Unna (1876) bestätigte diese Angaben bei Kaninchenembryonen.

Cetaceen. Bei den Waltieren besitzen nur die Foetus Haare, welche später vollständig schwinden (Kükenthal, 1889), am spätesten diejenigen der Oberlippe.

Monotremen. Die Entwickelung der Haare bei Monotremen ist zwar in allen wesentlichen Punkten die gleiche wie bei anderen Säugetieren, verdient aber naturgemäß besondere Aufmerksamkeit. Baldwin Spencer (1889) hat obigen wichtigen Satz bei Ornithorhynchus und Echidna erwiesen. Von ersterem standen Foetus von 40 mm und 77 cm Körperlänge, von Echidna solche von 55 mm zur Verfügung, so daß die Beobachtungen vom Anfangsstadium bis zur vollen Entwickelung der größeren Haare reichen.

Zuerst tritt ein Stadium auf, in welchem die Haaranlage aus einem soliden, in das Corium hineinwachsenden Epidermiszapfen besteht. Das Corium nimmt zu dieser Zeit absolut keinen Anteil an der Haaranlage (Fig. 181). Letztere steht mit ihrer Längsachse senkrecht auf der Cutisoberfläche und behält diese Lage während der weiteren Entwickelungsstadien bei. Offenbar ist die Sache so aufzufassen, daß nicht eine Epidermiswucherung in das Corium hineindringt, sondern daß letztere von dem saftreichen, turgescierenden Corium an ihrer Peripherie umwachsen wird. An beiden Enden des Epithelzapfens (Fig. 181) bleibt

das Wachstum des Corium zurück, indem das Ernährungsmaterial den Epidermiszellen des Stratum germinativum zu gute kommt, die zahlreiche mitotische Kernteilungsfiguren aufweisen.

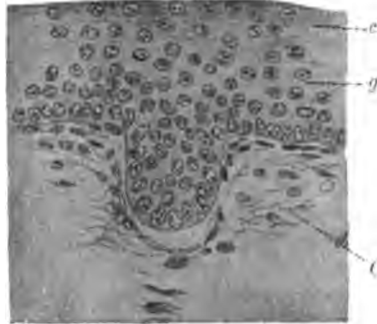


Fig. 181. Längsschnitt durch die früheste Haaranlage in der Brustregion eines Foetus von Ornithorhynchus paradoxus von 40 mm Körperlänge. Die Kerne in der Tiefe der Epidermiseinsenkung sind etwas in die Länge gezogen, eine Anlage der Haarpapille ist noch nicht vorhanden, die Spalte zwischen Epidermis und Cutis im Grunde des Haarbalges ist Kunstprodukt. *c* Stratum corneum. *g* Stratum germinativum. *C* Corium. Vergr. 250. (Nach BALDWIN SPENCER and GEORGINA SWEET, Quart. Journ. of microsc. Science. Vol. XLI. Pl. 44. Fig. 9. 1899.)

Späterhin wuchern auch die Bindegewebszellen an der tiefer gelegenen blinden Wölbung des Epidermiszapfens. Die am tiefsten gelegenen Zellen des letzteren nehmen die Form einer sanft geneigten Platte an, möglicherweise existiert die Andeutung einer primitiven bilateralen Symmetrie. Dann wird die Platte durch Hineinwachsen jener Zellenwucherung, die von den Bindegewebszellen des Corium ausgeht, in eine kolbenförmige, inwendig hohle, aber von der späteren Haarpapille ausgefüllte Anschwellung, den Hohlkolben, verwandelt, der eine radial-symmetrische Anordnung zeigt. Der Querschnitt der Haarfollikelanlage ist genau kreisförmig, die Schichten der späteren Wurzelscheiden sind konzentrisch angeordnet, und die cylindrisch gewordenen Epidermiszellen auf der Innenfläche des Haarbalges stehen radiär angeordnet. Die oben angedeutete laterale Symmetrie zeigt sich in der schrägen Neigung der ursprünglichen Zellenplatte; hier sind die Längsachsen der am tiefsten gelegenen Epidermiszellen untereinander parallel, schräg nach außen und nach einer Seite gerichtet; jedoch ist dies ein rasch vorübergehendes Stadium. Die ganze Haar- und Haarfollikelanlage ist stets eine solide Zellenmasse und enthält niemals eine nach der Epidermis zu offene Höhlung. Die innere Wurzelscheide differenziert sich aus den Zellen, welche die Innenwand der Follikelanlage auskleiden sie wandelt sich in ein verhorntes Netzwerk um, durch welches später das wachsende Haar sich Bahn bricht. Die innere Lage der inneren Wurzelscheide, welche die der Haaranlage zugekehrte Oberfläche der späteren inneren Wurzelscheide überzieht, hängt kontinuierlich mit der Cuticula des Haares selbst zusammen. Die Marksubstanz des späteren Haares entsteht als solider Zellenzapfen von den Epidermiszellen des Stratum germinativum aus, die sich als äußere Wurzelscheide in den Haarfollikel fortsetzen.

Bemerkenswert ist, daß große und kleine Haare von Ornithorhynchus keinen verschiedenen Entwickelungsmodus besitzen. Die verschiedene absolute Größe der Haarpapille jener großen Haare, sowie der Stachelpapillen von Echidna hat keine phylogenetische Bedeutung.

Etwas spätere Stadien der Haarentwickelung hat POULTON (1894) bei einem Foetus von Ornithorhynchus von 8 cm Körperlänge untersucht. Die größeren oder kleineren Haare des Schnabeltieres legen

sich als von vornherein nach außen offener Haarfollikel an, wodurch letzterer eine erhebliche Aehnlichkeit mit einem Federfollikel besitzt. Ferner sind die größeren Haare bilateral-symmetrisch gebaut, und ihre innere Oberfläche ist von der äußeren etwas verschieden. Die innere Wurzelscheide ist stark entwickelt und die Haarpapille sehr lang. So homologisiert denn POULTON das Haar ganz und gar der Feder, und zwar die innere Wurzelscheide den Federstrahlen. Richtiger ist wohl die Annahme WALDEYER's (1882), der die innere Wurzelscheide mit der Federscheide verglichen hat, welche Homologisierung jedoch wiederum von SPENCER (1899, p. 580) bestritten wurde.

Vergleichung von Schuppe, Feder und Haar. Ueber die Beziehungen der Haare zu den sonstigen Epidermoidalbildungen giebt es verschiedene Hypothesen.

Die Haare werden von den Hornschuppen der Reptilien abgeleitet, indem sie cylindrische, in die Cutis eingesunkene und aus derselben hervorwachsende schuppenähnliche Bildungen darstellen. Der Zusammenhang mit den Federn ergiebt sich von selbst, außerdem hat REH (1895) eine Reihenfolge aufgestellt, Schuppe, Stachel, Borste, Haar.

Oder die Haare sind von den Placoidschuppen der Selachier abzuleiten und genetisch mit diesen Hautzähnchen, aber auch mit den eigentlichen Zähnen verwandt (BEARD, 1889; EMERY, 1893; BRANDT, 1900).

Endlich werden die Haare direkt von den Seitenorganen oder Hautknospen der Amphibien abgeleitet, sie wären den Schuppen und Federn nicht zu homologisieren, woraus eine nähere Verwandtschaft der Säuger mit den Amphibien und Fischen resultieren würde, während die Sauropsiden sich frühzeitig abgezweigt hätten. GEGENBAUR (1874, p. 421) hatte sich nämlich in Bezug auf die Homologisierung der Haare und Federn folgendermaßen ausgesprochen. Man pflegt beide als sehr nahe verwandte Bildungen anzusehen, da sie sowohl in ihren Beziehungen zur Haut, als auch in ihren äußerlichen Verhältnissen manches Uebereinstimmende bieten. Dennoch ergeben sie sich bei Beobachtung der genetischen Verhältnisse als divergente Organe. Die erste Anlage für die Feder stellt einen höckerförmigen Vorsprung vor. — — Vergleicht man die Entwickelung des Haares mit jener der Feder, so trifft man den ersten Zustand der Feder beim Haar nur angedeutet und in seiner Weiterentwickelung übersprungen, denn das Haar legt sich nicht in jener vorübergehenden Erhebung, sondern in einem von der Epidermis aus in die Cutis eingewucherten Follikel an, in dessen Grund gleichfalls eine Cutispapille sich erhebt, u. s. w.

Schärfer präcisiert worden ist die genetische Trennung von Haar und Feder durch MAURER (1892, 1893). Hiernach sind beide einander nicht homolog. Das Haar ist von den Epithelknospen der Amphibien abzuleiten, andererseits gehören die Schuppen der Reptilien und die Vogelfedern zusammen, wie auch sonst Sauropsiden einander nahestehen.

Gestützt soll diese Ansicht, abgesehen von den Nerven (s. unten), dadurch werden, daß die Haare als reine Epidermoidalbildungen nach innen wachsen, keine auf der äußeren Hautoberfläche hervorragende Coriumpapille zeigen, wie sie den Federn und Schuppen zukommt, an deren Bildung also das Corium von vornherein beteiligt ist. Die Anlagen der Epithelknospen dagegen (Fig. 205, 206, 207) zeigen sich, wie die der Haare, in der Epidermis stets an Stellen, wo die Coriumoberfläche eine Ebene darstellt, ohne Vertiefungen oder Erhöhungen. Auch bei den großen Spürhaaren am Kopfe, wo die Haarpapillen frühzeitig auftreten

entstehen sie erst sekundär auf größeren primären Hautpapillen. MAURER hat nun versucht, die Zellen der Epithelknospen mit denjenigen des Haares zu homologisieren. Die Markzellen der Haare sind keine zurückgebildeten Sinneszellen der Epithelknospe, welche letzteren Zellen vielmehr zu Grunde gehen, sondern differenzierte Epithelialzellen. Die röhrenförmige Beschaffenheit der Rindensubstanz des Haares entspricht der gleichen Anordnung der um die Sinneszellen einer Epithelknospe geschichteten Stützzellen. Die Deckzellen der Knospe sieht MAURER für diejenigen an, aus welchen sich die Cuticula des Haares herausbildet. Die Stützzellen im Inneren der Epithelknospe entsprechen den Rindenzellen des Haarschaftes. Die äußere Lage der inneren Wurzelscheide ist eine Fortsetzung des Stratum corneum der Epidermis, die mittlere Lage aber ein dünner Teil der mittleren Lagen des Stratum germinativum, welches das aus der Epithelknospe sich herausdifferenzierende Haar überzieht.

Was nun die Nerven anlangt, so parallelisiert MAURER die Nerven des Haares und die der Epithelknospen oder Seitenorgane etwa folgendermaßen. Die Epithelknospen sollen zwei Arten von Nervenfasern erhalten, nämlich centrale und periphere. Letztere (von denen MAURER eine übrigens sehr zweifelhafte Abbildung beim Triton giebt, 1892, Taf. XXVI, Fig. 29) sollen einfach sensible Hautnerven sein und „in Beziehung“ zu den Stützzellen treten. Erstere sind die specifischen Sinnesnerven, aus dem R. lateralis n. vagi, und stehen in Beziehung zu den Sinneszellen. MAURER glaubt nun erkannt zu haben, daß die Nervenverzweigung im Inneren der Epithelknospe bei der Haaranlage zu Grunde geht und nur die periphere Nervenverzweigung erhalten bleibt, während es bei den Epithelknospen umgekehrt sein würde. Um so mehr homologisiert MAURER die Haare den Epithelknospen; letztere sind der einzige integrierende Bestandteil der Haaranlage. Die Haarpapillen sind dabei ganz gleichgiltig, es sind sekundär hinzutretende Anlagen.

In betreff der Haare hält MAURER mit Recht die Nervenplexus, welche den Haarbalg, namentlich an der Einmündungsstelle der Talgdrüsen, umspinnen, für einfach sensibel. In der Haarpapille sind keine Nerven. Ein solches negatives Resultat auf dem Gebiet der Nervenendigungen weiter zu verwerten, hat an sich etwas Bedenkliches. Seitdem hat nun RETZIUS (1894) in der Lippenhaut eines 20 cm langen menschlichen Foetus ein Netzwerk blasser Nervenfasern, allerdings nur mit der Silberchromatmethode, abgebildet (RETZIUS, 1894. Fig. 9). Ferner schilderte ORRU (1894) beim Meerschweinchen Nervenfasern in den Haarpapillen der foetalen Tasthaare, ebenfalls nach Behandlung mit Silberchromat. Es handelt sich um zahlreiche verästelte und marklose Nervenfasern. Endlich fand KSJUNIN (1898) zahlreiche blasse, angeblich vasomotorische Nervenfasern in den Haarpapillen von Spürhaaren bei Säugetieren. Hiernach erscheinen wohl die Nerven nicht ganz geeignet, der Hypothese von MAURER als Stützpunkt zu dienen.

Wenn nun beim Uebergange der Amphibien zum Landleben der Ramus lateralis sich zurückbildete, so mochte dies auch bei den ventralen Nerven der Seitenorgane eintreten. Mit den Sinnesnerven der letzteren stehen nach MAURER „naturgemäß“ periphere Epithelzellen in Verbindung. Diese erleiden auch eine vollkommene Rückbildung. Aber das Auftreten von Markzellen im Haarschaft läßt den Bau des Haares demjenigen der Seitenorgane der Amphibien noch ähnlicher erscheinen. Man kann das Auftreten des Markes und die damit sich einstellende röhren-

förmige Beschaffenheit der Rindensubstanz als aus der röhrenförmigen Beschaffenheit der um die Sinneszellen eines Hautsinnesorganes geschichteten Stützzellen hervorgegangen betrachten.

Die Deckzellen, welche an den Seitenorganen die Lage der Stützzellen umgeben, entsprechen der inneren Lage der inneren Wurzelscheide oder der Cuticula des Haares, die Stützzellen selbst aber liefern die Rindenzellen des Haarschaftes. Maurer will übrigens nicht die Hautsinnesorgane der Amphibien direkt in Haare der Säugetiere übergehen lassen; erstere sollen vielmehr gleichsam nur den Boden abgeben, auf welchem die Haare sich entwickeln.

Der Anschauung von Maurer steht eine ältere von Goette (1868) gegenüber. Goette erklärte die Entstehung der Haare folgendermaßen. Die Haare sind keine anatomischen Individuen, auch nicht Produkte der Epidermis, sondern nur besondere Teile der letzteren. Die Besonderheit wird zunächst begründet duzch lokale Steigerungen der Ernährung der Cutis (Haarpapille, Haarbalg); unter den weiteren Bedingungen sind die mechanischen Verhältnisse zu berücksichtigen, welche aus der lokalen Epidermiswucherung den cylindrischen Haarschaft formen. Danach erscheint die äußere Wurzelscheide als bloße Einstülpung der Epidermis, deren Wachstum von den Seiten aus eine bogenförmige, vom Grunde des Haarbalges aus eine gerade Richtung hat. Mit der Richtung des Wachstumes stimmt auch die histologische Sonderung der betreffenden Epidermisteile überein, und die innere Wurzelscheide ist dem Haarschaft selbst näher verwandt als der äußeren Wurzelscheide.

Der erste Anstoß zur Bildung einer Haaranlage wird durch eine lokale Zellenwucherung im Corium dicht unter der Epidermis gegeben. Letztere erhebt sich zu einem kleinen Höcker, der dem freien Auge als weißes Pünktchen erscheint. Die rundlichen Bindegewebszellen des Corium gruppieren sich zu einem rundlichen Gebilde, welches vom Stratum germinativum der Epidermis umwachsen wird und beim Fortgang dieses Wachstumes in die Tiefe gelangt. Dadurch verstreicht nun die anfängliche Erhabenheit der Hautoberfläche, und es entsteht ein von der Epidermis ausgehender, anfangs rundlicher, später cylindrischer, in die Cutis hineinwachsender, aus Zellen bestehender Fortsatz. An seinem Ende liegt die ursprüngliche Papille, wie in den Fortsatz eingestülpt, wodurch das erstere etwas verdickt erscheint. Die strukturlose Grenzmembran des Corium, sowie die Zellen des Stratum germinativum setzen sich in die Haaranlage fort.

Die Anschauung von Goette ist wohl allgemein aufgegeben worden; in der ganzen Auseinandersetzung von Maurer aber bleibt ein wesentlicher Punkt anatomisch unverständlich. Haare sind über die ganze Körperoberfläche verbreitet, die Hautsinnesorgane sind auf das Gebiet des N. vagus und allenfalls des N. trigeminus beschränkt. Wenn nun behauptet wird, aus einer Seitenlinie könnten allenfalls mehrere Linien von Haaren hervorgehen, so ist doch klar, daß die Haare der Extremitäten ebensowohl Tastorgane sind wie die des Rumpfes; an den Extremitäten giebt es aber keine Hautsinnesorgane.

Die ganze Hypothese leidet an der noch hier und da verbreiteten, älteren Vorstellung von Sinneszellen und Stützzellen, während es doch sicher ist, daß die nervösen Endfasern zwischen den sog. Sinneszellen aufhören und nicht in deren Protoplasma eindringen. Die Haare sind daher keineswegs als weiter ausgebildete Teile von modifizierten Hautsinnesorganen, sondern als modifizierte Federn oder Schuppen, von denen

sie nur in der Größe ihrer ersten Anlagen sich unterscheiden, aufzufassen. Das Haar inkl. der inneren Wurzelscheide repräsentiert ein kegelförmig erhobenes Stück der Gesamtepidermis, und dasselbe gilt für die Federn. Die Federscheide ist der inneren Wurzelscheide homolog, sie stellt einen Epidermisüberzug der jungen Feder dar. Letztere selbst ist ein Produkt des Stratum germinativum der Epidermis, und die Feder durchbricht die Federscheide, genau wie das Haar seine innere Wurzelscheide.

Mögen die Säuger den Anamnioten näher stehen als den Sauropsiden, so ist daraus noch nicht zu folgern, daß die Verwandtschaft gerade in den durch äußere physiologische Einflüsse so sehr wechselnden äußeren Bedeckungen und speciell in deren Epidermoidalanhängen ausgedrückt sein müsse. Zwischen Haaren und Federn sind gewisse Uebergänge vorhanden, einerseits durch die haarähnlichen Federn und deren Entwickelung bei Dromaeus (p. 271), andererseits durch die bereits erörterten Stachelbildungen (p. 275). Die Zusammengehörigkeit von Stacheln und Haaren ist allgemein anerkannt; sie folgt schon aus den vielfachen Uebergängen zwischen beiden und, hiervon abgesehen, aus der übereinstimmenden Entwickelung beider. Zudem zeigt auch das Haar eine radiäre Anordnung der Zellen seiner inneren Wurzelscheide (Fig. 182), welche Anordnung bei den Stacheln (Fig. 170), wie bei der Feder (Fig. 164) gleichmäßig wiederkehrt.

Daß Schuppen und Federn zusammengehören, ergiebt sich unzweifelhaft aus der oben geschilderten Entwickelungsgeschichte beider und ist allgemein anerkannt. Die Anlagen beider besitzen schon ursprünglich schräg zur Epidermisoberfläche gestellte, nach außen hervorragende Coriumpapillen, auf welchen und um welche herum sich die massenhaften Epidermiswucherungen ausbilden. Es fragt sich nun, inwieweit die Haare und die Federn auseinanderzuhalten sind, und da ergiebt sich, daß die früheste, bisher wenig berücksichtigte Form der Anlage bei beiden dieselbe

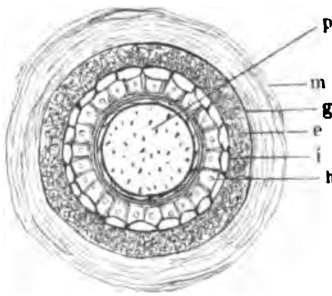


Fig. 182. Querschnitt eines Haares nebst Haarbalg vom Meerschweinchen mit 0,5-proz. Goldchlorid. Essigsäure, Alkohol, Glycerin. Vergr. 400. *p* Haar mit dunkeln Fett- und Pigmentkörnchen. *m* Membran des Haarbalges. *g* Glasmembran desselben. *e* äußere Wurzelscheide. *i* äußere Lage der inneren Wurzelscheide. *h* radiär gestellte Zellen der mittleren Schicht. Zwischen dem Haar, das keinen Markkanal besitzt, und den Zellen der mittleren Schicht liegen noch die Durchschnitte der platten Zellen der Cuticula des Haares und nach außen von letzterer diejenigen der inneren Schicht der inneren Wurzelscheide. (Nach W. Krause, Anat. Bd. I. p. 110. Fig. 68. 1876.)

ist. Wie das Haar entsteht die Feder ursprünglich, ohne eine Hervorragung über das Niveau der Epidermisoberfläche zu bilden (Fig. 183 und 184).

Die auffallenden Unterschiede zwischen Haaren und Federn können mithin nur als sekundäre aufgefaßt werden. Die Anlage der Feder oder Schuppe ist von vornherein viel ausgedehnter, massiger als die des Haares, und das Verhältnis, welches beim erwachsenen Tier auffällt, beginnt schon in der allerfrühesten Anlage sich zu zeigen. Feder wie Haar stellen anfangs flach ausgebreitete, scheibenförmige Zellenhaufen dar, die bei der Feder in allen Dimensionen und speciell in der Dicke viel aus-

gedehnter sind; letzteres hängt von der erheblicheren Vermehrung von Mesenchymzellen ab. Man darf bei Betrachtung der Fig. 183 und 184 die verschiedene Vergrößerung nicht unbeachtet lassen, die Anlage der

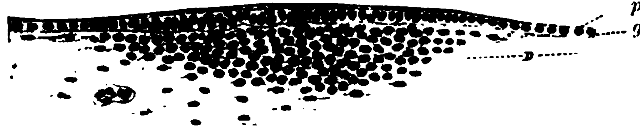


Fig. 183. Durchschnitt durch die Cutis eines Embryo der Taube vom 5. Bebrütungstage. Erste Anlage einer Embryonaldune. Vergr. etwa 200. Die Zellenwucherung der Epidermis ist flach, erscheint in so früher Zeit nicht höckerförmig, im Corium ist eine sehr beträchtlich ausgedehnte Wucherung von Mesenchymzellen vorhanden. *p* Periderm. *g* Stratum germinativum. *D* Corium. (Nach Davies, 1889. Taf. XXIII. Fig. 1.)

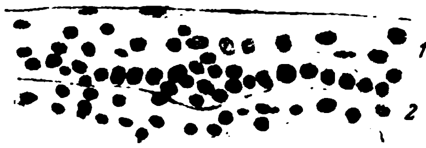


Fig. 184. Erste Anlage eines Nebenhaares in der Gesichtshaut eines 14-tägigen Foetus vom Kaninchen. Müller'sche Flüssigkeit, Alkohol, Haematoxylin, Xylol, Paraffin, Kanadabalsam. Vergr. 500. *1* Epidermis, vom Periderm bedeckt. *2* Corium. Dasselbe zeigt eine Vertiefung, woselbst die gewucherten Epidermiszellen die erste Anlage des Haares repräsentieren. Letztere steht nicht genau senkrecht auf der Ebene der Cutis, sondern es ist die Richtung der Zellenwucherung etwas geneigt, beim Eindringen in das Corium reicht sie nach links ein wenig tiefer hinein (vergl. Fig. 172). (Zeichnung von Dr. Sokolowsky in Berlin.)

Feder ist im Flächeninhalt etwa 17mal größer. Wenn es sich aber um Haare, Spürhaare oder Borsten handelt, die von vornherein, eine weit größere Anlage besitzen (Fig. 180), so findet sich eine höckerförmige Hervorwölbung so gut wie bei der Feder (Fig. 162) oder Schuppe (Fig. 157).

Erst in zweiter Linie kommt in Betracht, daß die Haaranlage früher in die Tiefe eingesenkt erscheint, als es bei der Feder der Fall ist. Die erstere wächst nicht etwa in die Tiefe, sondern die bei den Federn, Schuppen und Haaren in gleicher Weise existierende Coriumpapille wird von der benachbarten Cutis umwachsen. Mikroskopisch betrachtet, sieht man eine lokale, vom Stratum germinativum der Epidermis ausgehende Zellenwucherung, die nach und nach tiefer in die Cutis eindringt. Man darf sie aber nicht losgelöst vom übrigen Embryo betrachten. Der Embryo selbst wächst allseitig nach außen, und zwar enorm rasch, und es senkt sich nicht etwa jene lokale Zellenwucherung in die Tiefe, sondern sie wird von der nach außen wachsenden Cutis an ihrem Außenrande und später ringsum an ihren seitlichen Oberflächen umgeben. Also wuchert nicht die Epidermis in die Tiefe, sondern die Cutis mit ihren Blutgefäßen wächst nach außen. Nun besteht ein wesentlicher Unterschied der Cutis der erwachsenen Sauropsiden von der äußeren Haut der Säuger darin, daß die letztere bedeutend dicker ist, sowohl absolut, als im Verhältnis zur Körpergröße. Es ist also durchaus nicht wunderbar, sondern es kann im Gegenteil nicht wohl anders sein, als daß die Cutis der Embryonen von Säugern rascher wächst als die von Sauropsiden. Auf Differenzen dieser ganz einfachen, öfters nicht genügend beachteten

mechanischen Verhältnisse reduciert sich also die erörterte, scheinbar so auffallende Verschiedenheit zwischen den Anlagen von Haar und Feder. Weil die Haut und speciell das Corium beim Säuger sich beträchtlicher verdickt, deshalb gelangt die Haarpapille früher in die Tiefe als die Federpapille; letztere bleibt länger oberflächlicher, und die Schuppe bleibt es für das ganze Leben. Bekanntlich erhalten sich die Dickendifferenzen der Cutis zwischen Reptil, Vogel und Säuger ebenfalls beim erwachsenen Tier.

Das Resultat ist also, daß Schuppen, Federn, Borsten, Stacheln und Haare homologe Bildungen sind. Die Haare haben mit Seitenorganen oder Epithelknospen nichts zu thun, ihre Differenzen von den Federn erklären sich zum größten Teil aus den verschiedenen absoluten Dimensionen der Anlagen und verschwinden, wenn die Dimensionen einander mehr gleich werden. Zum Teil kommt auch die saftreichere Beschaffenheit des Corium der Mammalien gegenüber den Sauropsiden in Betracht. Die Theorie von Gegenbaur und Maurer ist nicht länger haltbar.

Nägel.

Das Nagelbett entsteht schon im 3. Schwangerschaftsmonat (Valentin, A. L. I. 1835, p. 277), indem am distalen Fingergliede eine ringsum laufende Falte auftritt, die sich zum Nagelfalz (Fig. 185) nach und nach ausbildet. Jedoch erlangt erst im 5. Monat der Nagel mehr Festigkeit (Bischoff, A. L. I. 1842, p. 467). Im 3. und 4. Schwangerschaftsmonat unterscheidet v. Kölliker (1888) am foetalen Nagel auf der dorsalen Fläche der distalen Phalanx ein primäres Nagelfeld, das durch eine Grenzfurche und distalwärts durch einen Nagelsaum abgegrenzt ist. Das foetale, den Nagelfalz auskleidende epitheliale Blatt ist das Wurzelblatt. In diesem primären Nagelfeld finden sich im Stratum granulosum Körnerzellen. Die körnige Beschaffenheit dieser Zellen hängt von Keratohyalinkörnchen ab, und seit Zander (1884) betrachtete man sie ziemlich allgemein als Vorstufe der Nagelzellen (p. 294). Es zeigt sich im 4. Schwangerschaftsmonat eine kurze, rechteckige, aus nur einer Lage vom Schüppchen gebildete Nagelanlage, welche dem proximalen Dritteil des Nagelfeldes entspricht und vom Eponychium (p. 294) bedeckt wird. Nach und nach überlagert der wachsende Nagel das ganze Nagelfeld und fängt am Ende des 4. Monates an, in den Nagelfalz hineinzuwachsen, wodurch die Nagelmatrix jetzt in letzteren zu liegen kommt. Obgleich die erste Entstehung der Nagel-

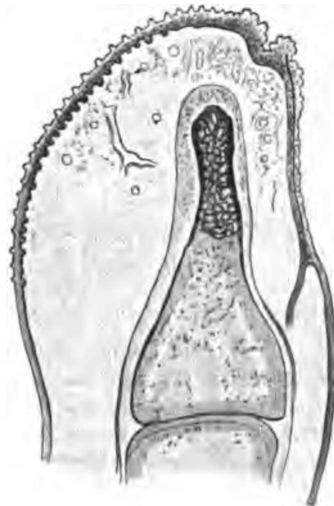


Fig. 185. Längsschnitt des Zeigefingers eines 93 mm langen Foetus vom Ende des 4. Schwangerschaftsmonates mit der ersten Anlage des Nagels. Vergr. 28. (Nach v. Kölliker und v. Brunn, 1897. p. 70. Fig. 82.)

zellen im Anfang des 4. Monates nicht vollkommen aufgeklärt ist, erscheint es doch sicher, daß das Keratohyalin mit ihrer Bildung nichts zu thun hat. Später wenigstens gehen die Nagelzellen wie bei Erwachsenen aus den dichroitischen Zellen der onychogenen Substanz und direkt aus den onychinhaltigen Zellen hervor, welche das Anfangsstadium der Nagelzellen darstellen. Der Nagel wächst nach dem Gesagten anfangs proximalwärts, sich dabei zugleich verdickend, und erst später distalwärts. Die feineren Veränderungen gestalten sich folgendermaßen:

Im 4. Monat besteht das Stratum corneum aus einer einfachen Lage polygonaler, kernhaltiger Zellen, welche dem Periderm der Epidermis homolog zu setzen ist. Das Periderm, welches den Nagel umhüllt, wird zweckmäßig als Eponychium unterschieden. Bedeckt von diesem Eponychium, liegt auf dem Stratum germinativum eine zunächst ebenfalls einfache Schicht polygonaler, abgeplatteter, kernhaltiger Zellen von 0,0203 mm Länge (v. Kölliker, A. L. I. 1879), die als erste Anlage der eigentlichen Nagelsubstanz zu betrachten und als Nagelzellen zu bezeichnen sind. Es sind die oberflächlichsten Zellen des Stratum germinativum, die angefangen haben, sich in die Länge zu strecken. Die Anlage geschieht hiernach anf dem ganzen Nagelbett durch Onychisation von Zellen des Stratum germinativum. Im Anfange des 5. Monates werden die Zellen größer, haben 0,027—0,045 mm Durchmesser und sind immer noch von dem Eponychium bedeckt, während der Nagel mit dem Nagelbett sich nach allen Seiten weiter ausdehnt.

Der Nagel entsteht also innerhalb der Epidermis, die seine erste Anlage von allen Seiten her umschließt. Das Eponychium sondert sich später in zwei Schichten, eine innere und äußere. Die innere tiefer gelegene Lage behält ihre geschilderte Beschaffenheit bei, und beide Schichten finden sich ebensowohl an Krallen und Hufen; die innere färbt sich intensiv mit Säurefuchsin (Apolant, 1901*). Das Eponychium verdickt sich, und zeitweise, etwa vom 4. bis 8. Schwangerschaftsmonat, existiert eine ziemlich dicke, mehrfach geschichtete, äußerste Lage von Oberhautzellen, welche die Nagelanlage von außen her zudeckt. Dies ist die äußere Schicht des Eponychium. Ihre Zellen sind, im Gegensatz zu den abgeplatteten, mit platten, in der Profilansicht fast stäbchenförmig erscheinenden Kernen versehenen Zellen des Periderm, hell, polyëdrisch; sie verlieren mehr oder weniger ihre Kerne und werden beim Wachstum des Nagels schließlich von letzterem durchbrochen (s. unten).

Während Unna (1876. p. 728) und Okamura die äußere Schicht als Eponychium bezeichneten, nennt Okamura (1900) die innere Schicht die Hornschicht des Nagelbettes, und Apolant (1901) deutet diese innere Schicht als das dem Epitrichium homologe Eponychium. Eine solche Synonymik könnte hier und da Verwirrung hervorrufen; in der That entsprechen beide Schichten des im Text beschriebenen Eponychium einem verdickten Periderm der Oberhaut.

Die Zellen der äußeren Schicht des Eponychium und des Nagelsaumes verdanken ihre helle Beschaffenheit vielleicht einer Aufquellung im Amnioswasser.

Später verdickt sich der Nagel während des 5. Monates auf 0,051, und 0,096 mm im 6. Monat. Der Nagel verliert sein Epony-

chium; seine Hornschicht hat 0,056 mm Dicke und besteht jetzt aus mehreren Lagen fest verbundener, länglicher Zellen von 0,045 bis 0,065 mm Länge, die immer noch kernhaltig sind. Auch das Stratum germinativum hat sich auf 0,054—0,067 mm verdickt. Die Zellen der tieferen Lagen sind länglich-polygonal, 0,009 mm lang, die der oberflächlicheren Lagen messen bis zu 0,013 mm und sind mehr regelmäßig fünf- oder sechseckig.

Der Nagel im ganzen wächst fortwährend distalwärts, erhält aber vom Nagelbett aus noch Zuwachs, was auf seine Dickenzunahme von Einfluß ist.

In betreff der Einzelheiten verdient eine Darstellung von ZANDER (1884) besondere Berücksichtigung. ZANDER fand bei einem menschlichen Foetus von 4,1 cm Körperlänge, der 9—10 Wochen alt zu sein schien, an den Fingern und Zehen endständige kleine hügelige Hervorragungen, wie sie HENSEN (1877, p. 4) bei einem 7-wöchent-



Fig. 186.



Fig. 187.

Fig. 186. Längsdurchschnitt durch die 4. rechte Zehe eines 8—10-wöchentlichen Embryo vom Menschen. Vergr. 50. Die senkrechte Linie entspricht der Achse der 3. knöchernen Phalanx, schräg auf diese Achse verläuft die Linie, welche die distale Abgrenzung der volaren Hautbeere des 3. Fingergliedes mit der dorsalen Nagelwurzel verbindet. Die Volarseite liegt rechter Hand. (Nach ZANDER, Arch. f. Anat. Anat. Abt. 1884. Taf. VI. Fig. 13.)

Fig. 187. Längsschnitt durch die 4. linke Zehe einer 11—12-wöchentlichen menschlichen Frucht. Alles wie in Fig. 187. Die Volarseite liegt linker Hand. (Nach ZANDER, Arch. f. Anat. Anat. Abt. 1884. Taf. VI. Fig. 14.)

lichen Embryo als Urnägel beschrieben hatte. ZANDER sah an genau halbierenden Längsschnitten der Fingerspitze (Fig. 186, 187) oder Zehenspitze eine dorsale und eine volare oder plantare Einsenkung der Epidermis, und zwischen beiden liegt der primäre Nagelgrund eingeschlossen. Das Stratum germinativum wird an letzterem von einer einfachen Lage cylindrischer Epithelialzellen mit großen, chromatophilen Kernen gebildet. Nach außen folgen eine bis zwei Lagen polyëdrischer Zellen mit weniger chromatophilem, kleinerem Kern und dann das dünne Stratum corneum mit rundlichen, abgeplatteten Kernen seiner Zellen.

Zwischen den verschiedenen Fingern und Zehen besteht ein erheblicher Unterschied in betreff der Zeit, in welcher die Verschiebungen eintreten. Während nämlich bei der 5. Zehe die eine Einsenkung

der Epidermis auf dem Halbierungsschnitt fast in der Höhe der Mitte der Länge der dorsalen Fläche der 3. Phalanx gelegen ist, rückt beim Daumen die dorsale Einsenkung oder der primäre Nagelgrund bis nahe zu dem proximalen Ende der distalen Phalanx zurück und die ventrale Einsenkung bis zur volaren Spitze vor. Zwischen diesen beiden Extremen zeigen die übrigen Finger und Zehen vermittelnde Lagen der Einsenkungen.

Es ergiebt sich also, daß der primäre Nagelgrund mit fortschreitender Entwickelung immer mehr von der volaren her auf die dorsale Seite des letzten Fingergliedes wandert, wobei der angeführte Lagenunterschied bei den verschiedenen Fingern und Zehen sich mehr oder weniger erhält. Die Kuppe des distalen Fingergliedes liegt bei den älteren Embryonen, wie beim Erwachsenen am distalen Ende. Anfangs ist nun die Endfläche der Volarseite noch nicht in die definitive Lage gekommen, an der Plantarfläche der Zehen tritt sie als eine Halbkugel hervor, die von dem vorletzten bis zur Mitte des distalen Zehengliedes sich erstreckt. Mit der volaren oder plantaren Nageleinsenkung schiebt sich die Finger- oder Zehenkuppe der Haut gegen die distale Spitze der Finger oder Zehen vor. Mit anderen Worten: mit dem primären Nagelgrund zugleich rückt die der volaren Endfläche entsprechende, aus Cutis bestehende Kuppe distalwärts und das ursprüngliche makroskopische Höckerchen oder der sog. Urnagel verschwindet. Der Zustand, der beim menschlichen Embryo vorübergehend ist, bleibt permanent bei den mit Krallen bewaffneten Zehen von Säugetieren, wie z. B. der Ratte.

Zander sucht die Erklärung dieser Erscheinungen darin, daß die am meisten dorsalwärts gelegene knöcherne Phalanx in der Längsrichtung schneller als die Dorsalfläche, aber langsamer als die Volar- oder Plantarfläche der Haut wachse. Dies war durch direkte Messungen zu erweisen. Auf solche Weise gelangt der ursprünglich endständig gelegene primäre Nagelgrund definitiv auf die Dorsalfläche.

Was nun die Nerven anbelangt, so wird die Dorsalseite der Phalangen von Nn. digitales volares oder plantares versorgt. Auch dies erklärt sich jetzt sehr einfach, weil nämlich die von ihnen versorgten Hautabschnitte ursprünglich volarwärts oder plantarwärts liegen und erst sekundär mit dem primären Nagelgrund auf die Dorsalflächen gewandert sind. Als das primäre Verhalten betrachtet es Zander, wenn die dorsalen Zehennerven und Fingernerven sich bis zum proximalen Ende des Nagels erstrecken, was die ersteren meistens, die letzteren häufig thun. Von dieser Form findet eine Abweichung statt, wenn volare oder plantare Nn. digitales kleinere oder größere Abschnitte der Dorsalfläche innervieren. Jedenfalls hat die Entwickelungsgeschichte aufgeklärt, weshalb in der Regel die Dorsalfläche des letzten distalen Finger- oder Zehengliedes von der Volarseite oder Plantarseite her mit Nerven versehen wird.

Abweichend von dieser Darstellung hat Gegenbaur (1885) hervorgehoben, daß keine Ortsveränderung des Nagels, nämlich eine Wanderung seiner Anlage von der volaren auf die dorsale Seite nachgewiesen ist. Nur das Sohlenhorn (p. 297) oder der spätere Nagelsaum unterliegt einer Reduktion, während sich die Volarhaut des distalen Gliedes stärker ausbildet; somit liegt die Bildungsstätte des Nagels ursprünglich an der Dorsalseite, womit auch v. Kölliker (1888*) übereinstimmt.

Ueber die mikroskopischen Verhältnisse der Nagelentwickelung ist noch folgendes zu bemerken: Bei einem Foetus von 10 cm Körperlänge zeigen sich nach ZANDER in der Anordnung der Epidermis an der dorsalen und volaren oder plantaren Seite, inkl. des primären Nagelgrundes, keine besonderen Differenzen. Nur ist in der Gegend der volaren oder plantaren Einsenkung das Stratum germinativum etwas verdickt, und die einzelnen Zellenschichten sind unregelmäßig angeordnet. Die dorsale Einsenkung, die bis dahin nur als eine flache Grube erschien, wird tiefer, und die Zellen des Stratum germinativum bilden einen zellenreichen Fortsatz, der proximalwärts und zugleich volarwärts oder plantarwärts gegen die Basis der distalen Phalanx sich erstreckt. Sein Inneres wird von etwa zwei Lagen abgeplatteter Zellen des Stratum germinativum eingenommen, zwischen denen sich öfters ein feiner Ausläufer des Stratum corneum eine Strecke weit verfolgen läßt. Diese dorsale Einstülpung repräsentiert bereits den späteren Nagelfalz (Fig. 185). An der Oberfläche aber geht das Stratum corneum beinahe glatt über die dorsale Einsenkung hinweg, nur ein flaches queres Grübchen bildend.

Bei älteren Embryonen von 13—14 cm Körperlänge ist die dorsale Einsenkung sehr tief, in spitzerem Winkel als früher gegen die Phalangenachse geneigt. Die Cylinderepithelialzellen der tiefsten Epidermisschicht sind an der volaren oder plantaren Einsenkung niedriger geworden und an der proximalen Seite der letzteren fast kubisch. Das eingestülpte Stratum corneum im Nagelfalz ist deutlicher geworden, neben demselben treten große helle Zellen auf, welche später an der Bildung des Nagels selbst sich beteiligen. Die Epidermis der Dorsalfläche ist dünner, besitzt weniger Zellenlagen im Stratum germinativum; am dicksten ist die Bedeckung im distalen Abschnitt des primären Nagelgrundes, wo sie als Eponychium auftritt.

Als Begrenzungsschicht bezeichnete ZANDER (1886) eine ganz oberflächlich gelegene, vom Eponychium nicht bedeckte Schicht, die sich vom Anfang des 3. Schwangerschaftsmonates bis zum 6. Monat verfolgen läßt. Wie der Nagel färbt sie sich mit Pikrokarmin wenigstens proximalwärts rein gelb. Sie entsteht durch eine Verschmelzung abgeplatteter Zellen an der Epidermisoberfläche. Der Umwandlungsprozeß und somit diese Begrenzungsschicht selbst beginnt endständig an dem distalen Fingergliede und schreitet nach beiden Seiten hin fort, aber nur der zwischen Nagelfalz und der primären Ursprungsstätte gelegene Abschnitt ist als Nagel aufzufassen. Der distale Abschnitt ist der spätere Nagelsaum, homolog oder doch vergleichbar dem Sohlenhorn der Ungulaten. Dieser Abschnitt zeigt histologische Eigentümlichkeiten; an seiner proximalen Grenze bildet sich zuerst die Begrenzungsschicht und erzeugt proximalwärts eine glatte Fläche. Bedeckt von der Begrenzungsschicht, folgen nach der Tiefe zu zunächst Zellen des Stratum granulosum, in mehreren Lagen, die zahlreiche Keratohyalinkörnchen enthalten. Sie sind schon bei 9,5 cm langen Embryonen von BROOKE (1883), ferner von RANVIER (1889) und ZANDER (1886) beschrieben, und von RANVIER als Eleïdin bezeichnet; sie färben sich nach ZANDER mit Säurefuchsin rot. Das Nagelbett des reifen Nagels zeigt kein Keratohyalin, wohl aber das foetale, bis zu der Zeit, wenn die ersten Nagelplättchen sich ausbilden (v. KÖLLIKER, 1888). Nach v. KÖLLIKER (1888, p. 58) sind die Keratohyalinkörnchen vom 6. Schwangerschaftsmonat an nur ausnahmsweise vorhanden und verschwinden im 8. Monat.

Die hyaline, mit Säurefuchsin sich rotfärbende Schicht, welche unmittelbar der Keratohyalinkörnchen führenden Schicht vom 4. Schwangerschaftsmonat an aufliegt, nennen Zander (1884) und Curtis (1889*) den primitiven Nagel, Okamura (1900) den primären Nagel. Es ist nichts weiter als eine Epidermisverdickung an der Stelle, wo später der definitive Nagel entsteht. Curtis (1889) und Pollitzer (1889) erklärten diesen Nagel für identisch mit dem Stratum lucidum der Epidermis des Erwachsenen, und letzterer Autor faßte denselben mit den peripheren aufgequollenen Epidermiszellen als Eponychium zusammen. Einen Rest des Eponychium sieht Unna (1876) in dem sogenannten Deckenwulst, der nichts weiter darstellt als die Zusammenflußstelle der Hornschicht des Nagelfalzes mit derjenigen der Epidermis des Finger- oder Zehenrückens.

Ueber die späteren Schicksale des Eponychium ist folgendes zu bemerken. Ursprünglich hängt es mit den Hornplättchen der Nagelanlage an deren distalem Ende kontinuierlich zusammen. Vom 7. Schwangerschaftsmonat ab geht das Eponychium zuerst an der Mitte des Nagels, dann an seinem distalen Ende verloren, während es am proximalen Ende als Nagelsaum erhalten bleibt. Die distalwärts weiterwachsende Nagelspitze durchbohrt nämlich das Stratum corneum des Nagelsaumes, die dorsalwärts gelegenen Zellen des Eponychium gehen verloren, die volarwärts gelegenen bleiben mit dem Nagel in Verbindung und bilden das Hyponychium, welches dem Sohlenhorn von Säugetieren entspricht.

Was die Entwickelung des Corium des Nagelbettes anlangt, so ist beim Foetus nach Unna (1876) das Nagelbett eben und erhält erst beim Neugeborenen schräg gestellte Papillen, mithin keine Blätter oder Leisten. Die Entwickelung der letzteren variiert der Zeit nach beträchtlich. Nach v. Kölliker (A. L. I. 1879) dagegen sind die Leisten schon am Ende des 4. Schwangerschaftsmonates zu erkennen, im 5. Monat 0,045—0,054 mm hoch, 0,009—0,011 mm dick und 0,018—0,031 mm voneinander entfernt, womit die Dicke der korrespondierenden Blätter des Stratum germinativum gegeben ist.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß der Nagel endständig entsteht, anfangs ein Eponychium besitzt, welches er später durchbricht. Er entsteht im ganzen Nagelbett, erhält von diesem Zuwachs, wächst aber hauptsächlich und wesentlich vom Nagelfalz aus in distaler Richtung. Als ein Ueberrest aus der Entwickelung ist der Nagelsaum zu betrachten, der sein Homologon im Sohlenhorn der Huftiere hat. Das foetale Keratohyalin ist beim Foetus nicht mehr vorhanden, statt dessen tritt an anderer Stelle Onychin und onychogene Substanz auf.

Der Nagel ist also, morphologisch betrachtet, ein lokales Umwandlungsprodukt von Zellen, die an der Grenze des Stratum corneum der Epidermis gelegen sind und dem Stratum lucidum entsprechen. Er hat übrigens eine gewisse Aehnlichkeit mit den Haaren.

v. Kölliker vergleicht die äußere Wurzelscheide mit dem am Wachstum unbeteiligten Stratum germinativum am Nagelkörper, sowie an einer kleinen Stelle an der dorsalen Fläche der Nagelwurzel. Die Epidermis des Nagelsaumes und an der Decke des Nagelfalzes soll der Hornschicht der Epidermis am Eingange des Haarbalges korrespondieren. Wie das Haar nebst seiner inneren Wurzelscheide ist der Nagel ein umgewandelter Teil eines besonderen Abschnittes des Stratum germinativum der Epidermis, welcher im Anfang ganz und gar von einer ge-

schichteten Lage platter Zellen, dem späteren Eponychium, bedeckt wird. Letzteres besteht anfangs aus 2—3 Zellenlagen, distalwärts am Ende des Fingergliedes aber aus vielen Zellenlagen.

Hufe.

Pferd (Equus caballus). Die Entwickelung des Pferdehufes ist gelegentlich von WALDEYER (1882) untersucht worden, speciell mit Rücksicht auf das Auftreten von Keratohyalin oder Eleïdin. Letzteres findet man am sichersten an den Hufen von Pferdefoetus in einer ziemlich breiten Zone, welche ein wenig nach innen von der sogenannten Hornwand gelegen ist. Hier sieht man auch mit freiem Auge eine weißliche Trübung. Die kleinen Körnchen des Keratohyalin füllen die Epidermiszellen meist ganz aus, kommen aber auch vereinzelt vor; die größeren, tropfenähnlichen Bildungen (Eleïdin) können vereinzelt oder zu mehreren im Zellenkörper liegen, oft in unmittelbarer Nachbarschaft des Kernes. Nicht selten zeigen sie kleine, wie Sprossen ihnen aufsitzende Anhänge; auch verlängerte, wurstförmig erscheinende Formen kommen vor.

KUNDSIN (1882) unterscheidet vier Perioden in der Entwickelung des Pferdehufes. Die erste Periode von dessen Entwickelung umfaßt die Anlage der Blättchen und Papillen, während das distale Extremitätenende Hufform annimmt.

Die zweite Periode reicht bis zum Auftreten von Anlagen der späteren, aber noch nicht verhornten Hornröhrchen. Die Epidermiszellen vermehren sich bedeutend, ihre Masse schiebt sich distalwärts, sekundäre Coriumblättchen treten auf, und die Form des ganzen Hufes wird mehr kegelförmig.

Die dritte Periode reicht vom ersten Auftreten der Hornröhrchen bis zum Beginn der eigentlichen Verhornung. Um die freien Enden der Papillen gruppieren sich die Epidermiszellen zur Röhrchen- und Zwischenröhrchen-Anordnung.

Die vierte Periode charakterisiert sich als die der Verhornung, und die zuerst verhornenden Zellenmassen der Hufkrone werden distalwärts geschoben. Diese Periode reicht bis zur Geburt.

Was die Einzelheiten anlangt, so tritt die Hufform beim Pferdefoetus schon auf, wenn die Hufsohle 4 mm lang ist. An der Außenwand sind in der tiefsten Schicht Cylinderzellen vorhanden, dann folgen polyëdrische Zellen des Stratum granulosum und des Stratum corneum. Nach und nach wächst die Epidermiszellenmasse nach außen und distalwärts. Die äußere Zellenschicht der Außenfläche stammt von der proximalwärts gelegenen Hufkrone her, die innere Schicht von der Außenwand selbst, die Abgrenzung zwischen beiden erscheint durch stark abgeplattete, helle Zellen gegeben, die KUNDSIN (1887) dem Stratum lucidum der Epidermis parallelisiert. Durch das Vorwachsen von der Krone aus erhält der Huf seine Kegelform. Die Coriumblättchen treten zuerst am proximalen Teil der Außenfläche auf; beim 10 mm langen Hufe sind sie bereits 0,06 mm hoch, Papillen finden sich erst beim 10 mm messenden Hufe und erscheinen fast gleichzeitig an allen Teilen des Hufes.

Beim 18 mm langen Hufe sieht man die Anlage des späteren Kronenfalzes als eine flache und breite, am proximalen Rande der Hufkrone gelegene Rinne. Sekundäre Coriumblättchen finden sich erst

bei 2 cm langen Hufen an deren Außenwand. Die sogenannten Wandröhrchen oder späteren Hornröhren zwischen den Papillen werden anfangs von nicht verhornten, kernhaltigen Epidermiszellen gebildet, sie erscheinen zuerst bei den 2 cm langen Hufen am vorderen Teile der Sohle und auch an deren hinterem Ende. Später werden die Epidermiszellen der Röhrchen mehr polyëdrisch, diejenigen Zellen, welche das Röhrchen auswendig umschließen, sind abgeplattet und konzentrisch auf die Fläche gebogen. Sie verhornen nach und nach, und die rings umschlossenen Zellenstränge zerfallen. Die sogenannten Hornblättchen sind in diesem Stadium noch nicht verhornt und bestehen aus kleinen cylindrischen, an der Volarseite und in der Achse des Blättchens mehr polyëdrischen Zellen. Bei 32 mm langen Hufen beginnt die Verhornung proximalwärts und schreitet distalwärts fort. Zahlreiche, anscheinend granulierte Zellen treten in den verhornenden Abschnitten auf. Der Verhornungsprozeß schreitet in derselben Richtung fort, wie früher die Anlage der Papillen und Hornröhrchen, und bei der Geburt ist die ganze Röhrenschicht der Außenwand des Hufes bereits verhornt.

Die an der Basis der Hornblättchen gelegenen Epidermiszellen verhornen zuerst; von da greift dieser Prozeß immer tiefer in die Hornblättchen hinein. Nach und nach bildet sich zwischen deren Basis und den am tiefsten gelegenen Hornröhrchen eine distalwärts an Stärke zunehmende Zwischenschicht, welche vom Stratum germinativum zwischen den Coriumleisten abstammt und zahlreiche, anscheinend granulierte Zellen, aber keine Hornröhrchen beim 5 cm langen Hufe aufweist. Später werden diese Zwischenschichten mehr reduziert. Die Coriumleisten sind anfangs am proximalen Teile der Außenwand höher als am distalen; gegen die Zeit der Geburt hin kehrt sich das Verhältnis um. Die Hornröhrchen des sogenannten Saumbandhornes am proximalen Ende des Hufes werden spät, erst bei ca. 5 cm langen Hufen angelegt. Die Verhornung der Volarseite des Hufes erfolgt erst kurz vor der Geburt; die in distaler Richtung verlaufenden Coriumleisten an der Basis der Papillen der Krone werden bei ca. 7 cm langen Hufen zuerst sichtbar.

Schwein (Sus scrofa). Ein Periderm wie an der Epidermis der äußeren Haut oder ein Eponychium fanden Gardiner (1884) und Thoms (1896) auch an dem foetalen Hufe vom Schwein. Dieses Periderm ist dick und besteht nach außen aus stark abgeplatteten und in die Länge gezogenen Zellen, weshalb sie Thoms Bandzellen nannte. Nach innen folgen zunächst sehr große, durch Intercellularbrücken verbundene Zellen mit kugeligen, schwach sich tingierenden Zellen des Stratum granulosum. Je weiter nach außen, desto größer werden die erwähnten großen Zellen, was aber nicht von besonders guter Ernährung, sondern von Aufquellen in dem Amnioswasser abhängen dürfte.

Die erste Anlage der Hufe fand Thoms (1896) bei 3—5 cm langen Foetus des Schweines als zwei kleine, 1 mm lange Kegel am distalen Ende der Extremitäten, die durch eine ebenso tiefe Einsenkung getrennt waren. Während die Epidermis der Zehenglieder aus einer oder zwei Zellenlagen besteht, wird die Hufanlage proximalwärts von 3, distalwärts von 5—6 Zellenlagen bedeckt. Die am tiefsten gelegene besteht aus Cylinderzellen von 0,012 mm Länge auf 0,007 mm Dicke. Nach außen folgen größere polyëdrische Zellen, welche das Stratum

granulosum repräsentieren und nach außen sich mehr und mehr abplatten. Sie besitzen große, kugelige, mit chromatophilen Körnchen versehene Kerne.

An 8 cm langen Schweinsfoetus sind die Hufe bereits 3 mm lang und lassen ihre spätere Zusammensetzung schon deutlich erkennen. Das Corium zeigt eine Fältelung an der konvexen Außenfläche des Hufes, und eine Platte des ersteren bildet die Begrenzung des Hufrandes nach der Sohlenfläche hin. Proximalwärts von ersterer treten parallel verlaufende Coriumleisten von 0,5 mm Höhe auf, welche einen großen Teil der dorsalen Hälfte der konvexen Außenfläche jedoch freilassen. An der Sohlenfläche verdickt sich die Epidermis beträchtlich, was von reichlicherer Blutgefäßbildung abhängig ist. An dieser Fläche sind nahe an der Matrix des Hufes die Epidermiszellen kleiner, 0,013 mm lang, 0,0085 mm breit; weiter nach außen werden sie bis 0,026 mm lang und mehr keulenförmig oder flaschenförmig und, indem sie senkrecht zur Cutisoberfläche stehen, ist ihr dünneres Ende der letzteren zugekehrt. Keratohyalin ist an der Sohlenfläche nicht nachzuweisen, wohl aber tritt es in diesem Stadium, also bei 8 cm langen Schweinsfoetus, in Form von zahlreichen, kleinsten, durch Haematoxylin sich blau färbenden Körnchen an der erwähnten Coriumplatte auf, welche den Uebergang der Sohlenfläche in die konvexe Außenfläche des Hufes bezeichnet. Nach außen folgen größere Zellen mit großen, kugeligen Kernen, und die ersteren erreichen am proximalen Ende der Cutisplatte eine Länge von 0,038—0,04 mm auf 0,022 mm durchschnittliche Breite. Ueberdeckt wird die ganze Anlage noch vom Periderm (p. 300), obgleich nach Thoms die Grenze zwischen diesem und den späteren Hornzellen schwer zu bestimmen ist. Die ältesten, äußersten Peridermalzellen bezeichnet Thoms mit Kerbert (1877) als Bandzellen (p. 300).

Was die Entstehung der Coriumleisten anlangt, so sah Gardiner (1884) beim Schweinsfoetus von 6—7 cm Körperlänge das Stratum germinativum am distalen Ende der Zehen sich vielfach und tief einfalten. Diese Falten laufen der Länge nach über die Außenwand des Hufes und fehlen auf der Sohlenseite. Die Verhornung beginnt auf den Faltengipfeln etwa in der Mitte der Dicke der Hornschicht und schreitet, wie die Faltenbildung selbst, von dort nach den Seiten hin fort. Zugleich werden die Zellen der äußersten Schicht oder des Periderm größer, wie es scheint, durch Quellung im Amnioswasser, und zugleich zeigen ihre Kerne zahlreiche Karyomitosen, was später wieder aufhört.

Schweinsfoetus von 10 cm Körperlänge besitzen bereits 4,5 mm lange Hufe. Die Coriumleisten und Papillen vergrößern und vermehren sich; mit zunehmender Fältelung treten keratohyalinhaltige Zellen in wachsender Menge auf und überwiegen in der distalen Partie der Sohlenfläche sogar die übrigen Epidermiszellen in Anzahl und an Masse. Keratohyalinhaltige Zellen setzen sich in das Periderm fort, und an der am distalen Ende gelegenen Spitze erscheinen auch Eleïdinschollen, die zwischen den Zellen durch Haematoxylin sich blau tingierende Streifen bilden.

An einer Stelle des Hufes tritt nun nach Thoms eine besonders interessante Erscheinung auf. Dort, wo die konvexe Außenfläche der Hälfte des gespaltenen Hufes nach der Innenfläche hin sich einsenkt, erscheint zwischen den kleinen keratohyalinhaltigen Zellen des Stratum germinativum und den größeren feinkörnigeu Zellen des Periderm

eine Zellenlage, die zunächst nur wenige übereinander geschichtete Zellen enthält. Letztere sind undeutlich begrenzt, haben undeutliche Kerne, sind eosinophil und enthalten einige stark lichtbrechende gelbliche Körnchen, von denen zufolge der Abbildung (Thoms, 1896, Fig. 20 *O*) nur je 1—2 in jeder Zelle vorhanden sein würden. Von den großen keratohyalinhaltigen Zellen des Periderm werden sie durch einen mit Haematoxylin sich tingierenden schmalen Streifen homogener oder körniger Substanz getrennt. Wo nun die Verhornung fortschreitet, wird die Schicht der äußeren, nach und nach in Hornzellen umgewandelten Zellen dicker, die gelben Körnchen, welche Thoms (1896. p. 81) mit Recht für Onychin erklärt, haben an Menge abgenommen und bei eintretender Verhornung verschwinden sie ganz. Proximalwärts geht schließlich das Stratum corneum der Epidermis verloren, insofern nämlich die scharfe Scheidung verschwindet, die bis dahin zwischen Periderm und Epidermis bestand. Die Coriumleisten wachsen in diesem Stadium stark in die Länge, werden zahlreicher, aber schmaler und schmaler, von 0,017 von Dicke, mit lang ausgezogener Spitze nach außen hin. Nach Apolant (1901*) ist zu dieser Zeit in den tieferen, den Coriumleisten zunächst liegenden Zellen die fibrilläre Beschaffenheit sehr deutlich ausgebildet, und weiter nach außen treten als erste Zeichen der Verhornung homogene, stark lichtbrechende Zellen auf, die sich mit Säurefuchsin oder Pikrinsäure intensiv tingieren.

Bei Schweinsfoetus von 14 cm Länge sind die Hufe nach Thoms bereits 6 mm lang. Sie haben jetzt eine eigentümliche Form, indem das distale Ende der Hufanlage sich dorsalwärts krümmt, nach Art eines stark gebogenen Schnabelschuhes. Letzterer wird wesentlich von Zellen des Periderm gebildet, und zwar von demjenigen der Sohlenfläche. Noch beim neugeborenen Schwein existiert ein peridermaler, die Sohlenfläche bedeckender Schuh. Er scheint die Bildung von Hornsubstanz zu hindern, die in der That in der Sohle viel später, nämlich erst nach der Geburt, auftritt als an der konvexen Außenfläche des Hufes. Am Ballen des Fußes dagegen zeigt sich die Hornbildung schon vor der Geburt. An 8 mm langen Hufen sind daselbst stärker entwickelte kegelförmige Coriumpapillen, sowie später zahlreiche keratohyalinhaltige Zellen vorhanden.

Da die Verhornung in distaler Richtung fortschreitet und das Horn des Hufes sich distalwärts verschiebt, so erklärt sich das merkwürdige Verhalten des erwähnten peridermalen Schnabelschuhes. Er wird nämlich an der konvexen Außenfläche des Hufes nach und nach bis zu seiner distalen Umbiegung von dem distalwärts sich verschiebenden Horn der konvexen Außenfläche des Hufes überkleidet. Dieses Horn überlagert direkt die Peridermalzellen, indem es sich zwischen die mehr eosinophilen, von der konvexen Außenfläche stammenden und die keratohyalinhaltigen, in Haematoxylin sich blau färbenden Peridermalzellen eingeschoben hat, welche letztgenannten Zellen von den keratohyalinhaltigen Epidermiszellen der Sohlenfläche herstammen.

Bei Hufen von 10—15 mm Länge haben sowohl die Coriumleisten als die dazwischen gelegenen Blättchen der Epidermis im allgemeinen schon die Form wie bei erwachsenen Hufen. Je näher der Geburt, desto mehr erlangt der Huf seine definitive Form.

Keratohyalinkörner treten nach Apolant (1901*) erst in diesem Stadium in den mittleren Epithellagen der Sohle des Hufes auf. Die

tieferen oben erwähnten Lagen haben sich zu einer zusammenhängenden Hornwand umgewandelt, und Hornblättchen fangen an, aus der letzteren in das Epithel zwischen den Coriumleisten hineinzuragen. Die keratohyalinhaltigen Zellen platten sich nach außen hin nach und nach bedeutend ab und verhornen dann.

Bei 17 cm langen Schweinsfoetus ergeben sich als wesentliche Punkte nach APOLANT das Schwinden des Keratohyalin, ohne daß verhornte Zellenmassen an seine Stelle treten würden, ferner eine ausgesprochene Differenzierung der jüngeren und älteren Partien in der Hornsubstanz des dorsalen Teiles des Hufes und die Ausbildung der Matrix der Hufkrone, welche sich gerade wie die Nagelmatrix verhält.

Wiederkäuer. Die vier Perioden der Entwickelung des Pferdehufes kann man nach KUNDSIN (1882) auch bei Wiederkäuern, Rind und Schaf an deren Hufen oder Klauen nachweisen. Nur ist die erste Periode der Entwickelung relativ kurz; die ersten Coriumleisten treten schon bei 2—2,5 mm langen Hufen auf. Das rundliche Extremitätenende erlangt die Form der Hufe, indem die beiden Anlagen der letzteren hervorsprossen, während Volarseite und Dorsalseite sich deutlich abgrenzen. Die ganze Epidermismasse der Hufe ist beträchtlich dicker als an den übrigen Zehengliedern; die tiefe Zellenlage besteht aus Cylinderzellen.

Die zweite Periode ist durch die Anlage der Coriumleisten, der Papillen an der Volarseite des Hufes und die Anlage des Ballens charakterisiert. Die Leisten sind schmaler, und die Anlage der Papillen der Hufkrone erfolgt später als beim Pferde. Wenn sie erfolgt ist, beginnt die von der letztgenannten stammende Epidermismasse sich distalwärts zu schieben, worauf, am Stratum corneum beginnend, die eigentliche Verhornung folgt, so daß bei den Wiederkäuern die dritte Periode der Entwickelung des Pferdehufes eigentlich fehlt. Dafür ist die vierte Periode um so länger. Wesentliche Unterschiede sind sonst nicht vorhanden; nur beginnt die Verhornung der Volarfläche relativ früher als beim Pferde.

Ein Periderm ist gut entwickelt an Hufen von 18—20 mm Länge beim Rinde, von 5—6 mm Länge an Hufen vom Schafe nachzuweisen.

Nach KUNDSIN (1882, p. 17) soll bei pigmentierten Hufen der zuerst auftretende Streifen homogen glänzender, abgeplatteter Zellen mit länglichen Kernen, von dunkeln Pigmentkörnchen durchsetzt sein.

Krallen.

Reptilien. An den Krallen von Krokodilembryonen fand VOELTZKOW (1898) eigentümliche Verbreiterungen, die eine typische Hufform aufweisen. GÖLDI (1900) sah solche bei Embryonen von Caiman niger und Caiman sclerops, die sich auf die 3 medialen (radialen und tibialen) Zehen des fünffingerigen Vorderfußes und des vierfingerigen Hinterfußes beschränkten. Diese mikroskopisch noch nicht untersuchten Verbreiterungen stellen häutige Scheiden dar, welche die Krallen umschließen, distalwärts sind sie zu einer Scheibe oder einem Knopf verbreitert, die Dorsalseite ist abgeflacht, die Volar- oder Plantarseite gewölbt. Sie gleichen im Aussehen den Haftscheiben an den Füßen des Laubfrosches. Nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei werden sie bräunlich, schrumpfen auf Stecknadelkopfgröße zusammen und können von der fertigen Kralle leicht abgezogen werden.

S ä u g e t i e r e. Aehnliche Scheiden, aber ohne terminale Verbreiterungen wie bei Kaimanembryonen, sah Göldi (1900) auch an den Zehen des Foetus von Bradypus. Dagegen besitzen die brasilianischen Nager Coelogenys und Dasyprocta hufeisenförmige Verbreiterungen an den Krallenscheiden.

C a r n i v o r a. In der Krallenplatte der K a t z e (Felis catus domesticus) fand Rabl (1896) beim kleinen Kätzchen dieselben Veränderungen bei der Verhornung, welche in den Zellen der Rindensubstanz des Haares und der Dunenfedern des Hühnchens vor sich gehen. Die Kerne degenerieren in einer Form, die der Chromatolyse nahesteht. Das Chromatin erscheint in Form kleiner Kügelchen, welche, zu Gruppen vereinigt, teils an der Kernmembran teils im Inneren des Kernes verteilt sind. Sie verlieren dann ihre Chromatophilie, der Kern färbt sich nur noch mit Eosin, und zwar gleichförmig, schließlich hört auch diese Affinität auf. In den verhornenden Zellen färben sich mit Safranin oder Gentiana Protoplasmafasern, die der Länge nach oder aber parallel der Epidermisoberfläche verlaufen.

I n s e c t i v o r a. Beim M a u l w u r f (Talpa europaea) fand Hausmann (1898) an 2 cm langen Embryonen die Epidermis im Bereich des späteren Krallenbettes schon um 1—2 Zellenlagen dicker als an der benachbarten Körperoberfläche. Uebrigens sind stets die Krallen der proximalen Extremität denen der distalen etwas in der Entwickelung voraus. Die Epidermis selbst besteht zu dieser Zeit aus drei Zellenlagen. Die äußerste enthält nur abgeplattete Zellen mit großen ovalen, in der reinen Profilansicht fast stäbchenförmigem Kernen. Die Zellen der innersten Lage sind kubisch, ihre Begrenzungen undeutlich; der Kern ist groß, stark chromatophil und enthält Nukleolen, Die Zellen der mittleren Lage sind etwas größer, sie enthalten ein sich wenig tingierendes Fadenwerk und einen kugeligen Kern.

Im K r a l l e n b e t t hingegen sind bereits fünf Zellenlagen vorhanden. Die innerste Lage besteht aus Cylinderzellen, die mittleren Lagen zeigen mehr polyëdrische Zellen, deren Durchmesser in derjenigen Richtung, welche der Cutisoberfläche parallel läuft, nach außen hin zunimmt, während sie sich zugleich abplatten. Die Kerne sehen etwas geschrumpft aus, und in den sich abplattenden Zellen treten einige chromatophile Körnchen auf: es ist bereits Keratohyalin vorhanden. An der äußersten Peripherie der Kralle ist die Zellenlage teilweise in Ablösung begriffen, und die Zellenkerne fehlen.

Bald vermehren sich die äußeren abgeplatteten Zellen und fangen an zu verhornen. Ihre Begrenzungen erscheinen als feine, glänzende Linien, die Zellen enthalten einzelne Keratohyalinkörnchen. Zugleich schreitet die Entwickelung des Krallenbettes selbst fort. An der Volarseite oder Plantarseite grenzt sich der Zehenballen durch eine feine Linie gegen die Kralle ab. Im Krallenbett selbst entsteht volarwärts oder plantarwärts durch eine Wucherung der Epidermis die erste Anlage des S o h l e n f a l z e s. An der Zehenspitze dringen leistenförmige Epidermiszapfen nebeneinander in das Corium ein und lassen zwischen sich Coriumleisten oder Papillen. Die früher aus rundlichen Zellen bestehende Coriumanlage beginnt mehr spindelförmige Zellen zu zeigen, die durch ein grobmaschiges Fasernetz verbunden werden.

Auswendig wird die Kralle von einer dünnen, zusammenhängenden, intensiv sich färbenden Begrenzungsschicht (Bandzellenschicht, Thoms,

1896) überkleidet. Sie ist nach HAUSMANN kein Periderm, weil ihr große polygonale Stachelzellen fehlen; Zellengrenzen oder Kerne sind nicht zu erkennen, die Zellen sind stark verlängert und miteinander zusammengeklebt. Man kann sie dennoch wohl als Periderm auffassen. — Die Epidermis der Körperoberfläche besteht zu dieser Zeit auch aus fünf Zellenlagen, deren innerste Lage von cylindrischen Zellen gebildet wird. Die äußersten zwei bis drei Zellenlagen innerhalb der Begrenzungsschicht weisen einen dem Eponychium ähnlichen Charakter auf; dies scheint auf der Einwirkung des Amnioswassers zu beruhen.

Die erste Anlage des Krallenfalzes zeigt sich als eine proximalwärts gerichtete, aus kubischen Zellen bestehende Epidermiswucherung. Bald scheidet sich unter beträchtlicher Verdickung die Zellenmasse in die Epidermis der Innenfläche des dorsalen Krallenwalles und in diejenige des Krallenbettes; letztere ist die dickere. Von der freien Krallenplatte unterscheidet sie sich durch das Fehlen der Begrenzungsschicht und ein dünneres Stratum corneum in der distalen Hälfte des Krallenfalzes.

Von der Dorsalseite her schlägt sich die Epidermis auf die Innenfläche des Krallenwalles um; sie ist wie diese gebaut, nur ist die Anzahl der Zellen in den einzelnen Schichten eine geringere, und das Stratum granulosum ist sehr reich an Keratohyalinkörnchen; es verliert sich allmählich im Grunde des Krallenfalzes.

Was die Krallensohle betrifft, so besteht die tiefste Lage der Epidermis aus Cylinderzellen. Das Stratum granulosum wird von zwei bis drei Zellenlagen gebildet, und hier sind die Keratohyalinkörnchen besonders groß und zahlreich, nach außen folgt dann eine schwach sich tingierende Begrenzungsschicht, die allmählich aus der genannten Schicht sich hevorbildet. Die letztere dringt nur wenig in den Krallenfalz ein, schlägt sich dann plötzlich um und erstreckt sich auf dem Zehenballen weiter. Der volare oder plantare Krallenwall läuft distalwärts nicht wie der dorsale in eine scharfe Kante aus, sondern ist abgerundet, wodurch eine Art von Einbuchtung distalwärts am Eingang des Krallenfalzes entsteht.

An den Uebergangsstellen von der Krallenplatte zum Zehenballen gehen die an ersterer die Hornschicht zusammensetzenden Fasern der Hornsubstanz (sog. Hornfibrillen) ohne Unterbrechung in die spindelförmig ausgezogenen oder abgeplatteten Zellen des Stratum granulosum über.

Im ganzen läßt sich übersehen, daß die Verhornung an der Zehenspitze inmitten der Epidermis beginnt und auf der Dorsalseite proximalwärts fortschreitet, während dieser Prozeß an der Sohlenfläche erst nach der Geburt erfolgt. Erklärungen dieser Differenz sind mehrfach versucht, zur Zeit sind aber die Gründe der letzteren noch nicht genügend aufgeklärt.

Rodentia. Von der Ratte (Mus decumanus) hat HAUSMANN (1898) ein weit fortgeschrittenes Stadium bei einem 4 cm langen, der Geburt nahestehenden Foetus untersucht. Obgleich die Kralle des erwachsenen Tieres mehr an dier Canivorenkralle, als die von Talpa erinnert, so ist von den histologischen Entwickelungsvorgängen doch nur wenig Abweichendes zu bemerken. Die noch unverhornten Schichten der Krallensohle besitzen ein deutliches Stratum granulosum mit Keratohyalinkörnchen, welche an den bereits verhornten Abschnitten durchaus fehlen.

An der Oberfläche existiert eine dem Periderm ähnliche doppelte

oder dreifache Zellenlage, die nicht verhornt ist; ihre Zellen enthalten teilweise außer einem großen blassen Kern noch Keratohyalinkörner.

Kaninchen (Lepus cuniculus). Es finden keine wesentlichen Abweichungen von der Ratte statt, die Körnchen des Onychin sind aber sehr deutlich (Fig. 188).



Fig. 188. Senkrechter Durchschnitt parallel der Längsrichtung der letzten Phalanx der großen Zehe des Hinterfußes eines 14-tägigen Foetus vom Kaninchen. Müller'sche Flüssigkeit, Alkohol, Pikrokarmin, Alkohol, Paraffin, Xylol, Kanadabalsam. Vergr. 250. *P* Periderm oder Eponychium, in distaler Richtung nach der Zehenspitze hin sich abhebend. *O* Körnchen des Onychin. *On* onychogene Substanz (p. 226). *G* Kerne des Stratum germinativum. Nach einer Zeichnung von Dr. Sokolowsky in Berlin.

Edentata. Abgesehen von neugeborenen und erwachsenen Exemplaren des Gürteltieres (Dasypus novemcinctus), stand Hausmann (1898) ein 9,5 cm langer Foetus zur Verfügung. An der distalen Spitze der Zehe ist die Cutis stark verdickt, gefäßreich, und auch die Epidermis, speciell das Stratum germinativum, ist auffallend dick. Die Spitze wird von einem nicht ganz verhornten Gewebe überlagert, so daß eine dicke, sehr plumpe Form der Kralle resultiert. Das Stratum granulosum ist sehr reich an großen Keratohyalinkörnchen, nach außen davon folgt eine dicke Anhäufung großer, polyëdrischer, unvollkommen verhornter Zellen mit undeutlichen großen Kernen. Weiter proximalwärts hört dieses Stratum auf, es wird echte Hornsubstanz der Krallenplatte gebildet, die distalwärts noch von den nicht verhornten großen Zellen zum Teil überlagert wird. Nach der Volar- oder Plantarseite hin wird die Krallensohle bereits von einer dünnen Hornschicht bedeckt, die Substanz der letzteren ist wenig fest und langfaserig. Der volare oder plantare Krallenfalz wird durch eine Einbuchtung der Epidermis gebildet und enthält nur eine dünne Schicht stark abgeplatteter Epithelialzellen.

Wie die Körperoberfläche bei Dasypus-Embryonen überhaupt (Welcker, 1864), ist das distale Ende der Zehen mit einem starken Periderm überdeckt, das bei der weniger fortgeschrittenen 5. Zehe von Hausmann besonders deutlich erkannt wurde.

Betrachtet man im Zusammenhange die Bildung von Nagel, Huf, Klaue und Kralle, so läßt die Uebereinstimmung sich nicht verkennen. Zuerst entsteht überall an dem freien, distalen, abgerundeten Phalangenende eine Verdickung der Epidermis, welche sich mehr oder weniger weit proximalwärts ausdehnt. Dann bilden sich die Anlagen des Falzes, der Coriumleisten oder Papillen, nicht infolge von Epidermiswucherungen, die in die Tiefe dringen, sondern durch vermehrtes Wachstum der be-

nachbarten Coriumabschnitte; dies wenigstens läßt sich behaupten, trotzdem die Mechanik dieser Entwickelungsvorgänge keineswegs aufgeklärt ist. Die ersten Anfänge der Verhornung, Plättchenbildung u. s. w. beginnen am distalen Ende und schreiten auf der Dorsalseite fort, bis sie am Falz ihr Ende erreichen. An der Volar- und Plantarseite ist der Vorgang ein langsamerer und erreicht nicht immer in der Foetalzeit seine Vollendung.

Nur beim Menschen reduziert sich der Volarteil auf einen schmalen, dem Sohlenhorn homologen Streifen. Er hat seine eigene Matrix, sowie der Nagelfalz die Matrix des künftigen Nagels darstellt.

Alle genannten Gebilde sind anfangs vom Periderm oder einer der letzteren homologen Bildung überdeckt.

Die Kralle ist von Boas (1895) mit einer endständigen Kegelschuppe der Reptilien verglichen worden. Indessen ist eine Homologisierung der Entwickelung der Reptilienschuppe mit den Krallen u. s. w., wonach letztere ursprünglich distale Schuppen an der Zehenspitze wären, zwar naheliegend, jedoch mit der Entwickelungsgeschichte nicht vereinbar, weil der Nagel, Urnagel von Hensen (1877), zuerst als epitheliale Verdickung an der Zehenspitze auftritt.

Corium.

Die Entwickelung der Lederhaut ist fast nur beim Menschen untersucht. An Embryonen des 2. Schwangerschaftsmonates fand v. Kölliker (A. L. II. 1879, p. 773), daß das Corium dem Stratum germinativum noch sehr ähnlich sieht, seine Oberfläche ist vollkommen glatt. Die Dicke der ganzen Cutis beträgt 0,013—0,022 mm. Das Corium entsteht nun ursprünglich als eine Verdickung der oberflächlichen Schicht des Mesenchym, die anfangs aus dicht gelagerten, spindelförmigen Zellen besteht. Manche dieser Mesenchymzellen sind jedoch rundlich, die länglich-spindelförmigen haben längliche Kerne von 0,0068—0,09 mm Länge.

Im 3. Schwangerschaftsmonat ist die Cutis bereits 0,13 mm dick geworden, und man kann das Corium vom Unterhautbindegewebe unterscheiden. Letzteres enthält Bindegewebsfasern und zahlreiche rundliche oder sternförmige Bindegewebszellen, auch rundliche Anhäufungen von kleinen rundlichen Zellen, die Anlagen der Fettzellen, die hier und da, namentlich in der Gesichtshaut nach v. Kölliker, schon einzelne Fettkörnchen enthalten. Die Lederhaut selbst zeigt weniger Bindegewebsfasern, aber spindelförmige Zellen mit wenig Zwischensubstanz. In den folgenden Monaten nehmen die Fettzellenaggregate an Zahl und Ausdehnung zu.

Die Riffe der Cutis treten an den Volarflächen der Finger, sowie an den Plantarflächen der Zehen anfangs unter dem Bilde von Primärfurchen (s. unten Schweißdrüsen) auf; später werden sie zu niedrigen Leisten. Auf Durchschnitten, die senkrecht zum Verlauf der Leisten geführt sind, erscheint die äußere Begrenzung der Epidermis im 4. und 5. Schwangerschaftsmonat noch vollkommen glatt und eben; die Riffe beschränken sich auf Erhebungen des Corium, und die Epidermis erstreckt sich zwar in den Furchen in die Tiefe, ohne jedoch die äußere Oberfläche zu erheben. Erst am Ende des 6. Monates wird die äußere Begrenzung der Epidermis ganz leicht wellenförmig, und nach und nach treten die Coriumpapillen auf der Oberfläche der Leisten in zwei einander parallelen Reihen auf.

Im 7. Monat sind die Riffe 0,18 mm, beim Neugeborenen 0,22 bis 0,27 mm breit, und im Corium bilden sich elastische Fasern aus.

Im 6. Monat treten in der Cutis über den ganzen Körper auch Anlagen von Fettzellengruppen auf; schon im 7. Monat ist ein Panniculus adiposus von 1—3 mm Dicke vorhanden, und dieser mißt beim Neugeborenen sogar 6—11 mm an einigen Körperstellen.

Was die Einzelheiten anlangt, so leitet Renaut (1897) die Papillen des Corium von den Blutgefäßen ab. Diese bringen Leukocyten mit sich, welche durch die Gefäßwandungen austreten und die oberflächliche Schicht des Corium „remanient". Sie häufen sich zu Hervorragungen an, welche das Epithel emporheben; so entstehen die Cutispapillen. Umgekehrt ist die Sache nach Retterer (1899). Die oberflächlichen Bindegewebszellen des Corium scheiden die gelatinöse Substanz des Foetus aus, die beim Erwachsenen zu Bindegewebsfasern oder elastischen Fasern sich differenziert. Der Kern, seine nächste Umgebung und die anastomosierenden Ausläufer dieser Zellen existieren lange Zeit als fixe Zellen, dann werden letztere platt, verlieren ihre Fortsätze und erscheinen schließlich als weiße Blutkörperchen.

Die großen Furchen der Haut an den Gelenken, im Gesicht, an der Fußsohle und am Handteller sind schon in früher Foetalzeit vorhanden, an letzterem namentlich die den Daumenballen ulnarwärts umziehende Linie. Sie sind auf Vererbung zurückzuführen, entstehen nicht in der Haut selbst, sondern durch ihre Anheftung an tiefer gelegenen Teilen; beim Neugeborenen sind sie wegen der stärkeren Entwickelung des Fettpolsters größtenteils sehr deutlich. Ueber die Furchen und Riffe an den Fingern und Zehen (s. unten Schweißdrüsen).

Amphibien. Bei ganz jungen Anurenlarven ist die Anlage der Cutis nach Eberth (1866) eine homogene glashelle Membran. Später erhält sie Längsstreifen und Querstreifen; ursprünglich ist sie ganz frei von Zellen und besteht aus feinen, in rechtem Winkel sich kreuzenden Fasern, sie gleicht einem Gitterwerk, das von senkrecht gegen die Oberfläche aufsteigenden Protoplasma-Ausläufern der darunter gelegenen Zellen durchsetzt wird; diese Ausläufer erzeugen in der Flächenansicht eine feine Punktierung. Später kräuseln sich die starren Fasern, ordnen sich zu Bündeln, dazwischen schiebt sich von der Tiefe aus kernführendes Protoplasma, dessen Klumpen rundliche oder vielstrahlige Zellen, junge Bindegewebszellen bilden.

Pigment.

Die Bildung des Pigmentes dauert während des ganzen Lebens fort und der Prozeß gehört nicht ausschließlich der Entwickelungsgeschichte an. Zwei Ansichten stehen sich auch in betreff der foetalen Pigmentbildung in der Haut und den Anhangsgebilden des Integumentes gegenüber. Entweder entsteht der aus Pigmentkörnchen zusammengesetzte körnige, braune, seltener schwarze Farbstoff in der Epidermis oder aber im Corium, und wird in letzterem Falle auf irgend eine Weise in die Epidermis transportiert.

Nach der Darstellung von Aeby (1885) soll es sich um Einwanderung von Leukocyten in die Epidermis handeln, welche das Pigment aus der Cutis mitbringen. Diese Wanderzellen werden zu den sternförmigen Pigmentzellen, die man im Stratum germinativum vielerorts antrifft (Fig. 158 u. 159). Sie zerfallen dann in Bruchstücke, welche

von den Epidermiszellen des Stratum germinativum in sich aufgenommen werden, wobei zunächst ihre Kerne an ihrer äußeren Seite, einseitig von pigmentierten dunkeln Halbmonden umsäumt werden. Dasselbe gilt für die den Zellen des Stratum germinativum gleichwertigen Zellen der Haarbälge u. s. w. Diese Aufstellung ist unter anderen von v. KÖLLIKER (1887) unterstützt worden; indessen hält v. KÖLLIKER die gewöhnlichen amoeboiden Leukocyten für eine andere Art von Wanderzellen als die sternförmigen Bindegewebszellen, welche das Pigment transportieren sollen. Ganz bestimmte Gründe für eine derartige Leistung der Zellen sind jedoch nicht beigebracht.

Einfacher erscheint die folgende Annahme. JARISCH (1891) u. a. lassen nämlich das Pigment in den Zellen des Stratum germinativum selbst entstehen. Offenbar vermögen die Zellen des Ektoderm in ihrem Inneren bei der Zellenteilung Pigmentkörnchen zu erzeugen, denn zwei herangewachsene Tochterzellen enthalten offenbar mehr solche Körnchen als die Mutterzelle. In den Epithelialzellen des Centralkanales im Rückenmark des Amphioxus, wie man seit JOH. MÜLLER (1841) weiß, ferner in den vom Ektoderm abstammenden Pigmentzellen des Pigmentblattes der Retina, in der Epidermis von Froschlarven und zahlreichen anderen Amnioten, endlich im Stratum germinativum der gefärbten Hautstellen von Europäern, sowie der Epidermis farbiger Menschenrassen findet unzweifelhaft die angedeutete Bildung von Pigment statt, und zwar teilweise schon beim Foetus.

Folgt man dieser Annahme, so ergiebt sich weiter, daß im Protoplasma der betreffenden Zellen eine chemische Umsetzung stattfinden muß, welche das an Kohlenstoff reiche Pigment überhaupt liefert und hauptsächlich als ein Desoxydationsvorgang aufzufassen ist.

Amphibien. Nach PROWAZEK (1900) entsteht das Pigment bei der Salamanderlarve auf verschiedene Weise. Endogen bildet es sich in den Epidermiszellen, in leukocytenähnlichen Pigmentzellen der Epidermis, in bindegewebigen Pigmentzellen der Cutis, die eine bedeutendere Größe haben.

Innerhalb der Epidermiszellen der Salamanderlarve entsteht das Pigment in der Weise, daß im Zellensaft mit Neutralrot sich rötlich färbende, nicht scharf umgrenzte Körnchen auftreten, die PROWAZEK als Pigmentplastiden bezeichnet. Die Pigmentkörnchen befinden sich in Gruppen von 2—3 und mehr an der Peripherie dieser Plastiden, in welche sie kontinuierlich überzugehen scheinen.

Ueber den Frosch ist eine Beobachtung von ROSENSTADT (1897) zu erwähnen, weil sie zu der Theorie der Pigmentbildung in Beziehung steht. Nach ROSENSTADT findet sich nämlich in den Kernen der Nickhaut des Frosches Pigment. Man könnte daraus an einen Einfluß des Kernes auf die eben erwähnte chemische Umsetzung schließen, zumal mit Rücksicht auf die bekannte Thatsache, daß die Pigmentkörnchen in den Epidermiszellen des Stratum germinativum beim Neger schalenförmig den Kern umgeben.

Reptilien. Bei etwas älteren Embryonen von Schlangen beginnt nach KERBERT (1877) die Färbung der Hautbedeckung mit dem Auftreten von verzweigten Pigmentzellen in der Epidermis (Fig. 158 und 159). KERBERT erklärt sie für wandernde Bindegewebszellen; sie liegen zumeist in der tiefsten Schicht des Stratum germinativum, also zwischen deren Cylinderzellen. Diese Zellen sind beweglich und beim erwachsenen Tier ganz in das Corium hinuntergerückt, in welches sie hineinwandern. Die Zellen sind teilweise rund, meistens jedoch baum-

förmig verzweigt, wobei ihre Ausläufer der freien Oberfläche zugekehrt sind, die sie auch erreichen.

Vögel. Rosenstadt (1897) schreibt die Pigmentbildung beim Hühnerembryo sowohl den Bindegewebszellen des Corium, von denen jede sich in eine Pigmentzelle umwandeln kann, als den Epidermiszellen zu. Auch im Periderm der Federanlage finden sich pigmentierte Epidermiszellen, ohne Beziehung zu Ausläufern der pigmentierten Bindegewebszellen des Corium. Verästelte Pigmentzellen sah jedoch Kerbert (1877) beim Hühnerembryo vom 15. Bebrütungstage in der Epidermis.

In den papillenähnlichen ersten Anlagen der Federn beim Hühnchen beobachtete v. Kölliker (1887), falls sie gefärbt sind, reich verzweigte, sternförmige Pigmentzellen, nicht aber in den Epidermiszellen selbst, wenigstens nicht im Anfange. Kerbert will daher den Mesenchymzellen, die mit denjenigen der Adventitia der Blutgefäße in letzter Instanz anastomosieren, eine Beziehung zur Pigmentbildung zuschreiben.

Die Pigmentbildung in den Federn hat auch Post (1893) am Kopfe des 10-tägigen Taubenembryo untersucht. In dem peripheren Ende der Pulpa des Federkeimes stammt das Pigment aus den Epidermiszellen, nicht aus dem Bindegewebe. Die Fähigkeit, Pigmentkörnchen zu bilden, kommt den am tiefsten gelegenen Zellen des Stratum germinativum zu; aus gewöhnlichen Zellen des letzteren können sich verästelte Pigmentzellen entwickeln. Die Pigmentkörnchen sind wie an anderen Orten kleine Stäbchen, von denen nach Behandlung mit Kalihydrat eine helle Grundsubstanz zurückbleibt.

Post glaubt übrigens, daß einerseits Pigment aus der Epidermis in das tiefer als letztere gelegene Bindegewebe übertreten kann, und daß es andererseits unzweifelhaft im Bindegewebe Pigmentzellen giebt, obgleich das dazu gehörige Epithel pigmentfrei ist. Es entsteht das Pigment also nach Post in polyëdrischen Zellen des Stratum germinativum, in verzweigten Zellen des letzteren und in Bindegewebszellen.

Säuger. Eine zusammenfassende Darstellung über die Bildung des Hautpigmentes hat Rosenstadt (1897) gegeben. Danach können die Epidermiszellen selbständig Pigment bilden, bei gleichzeitigem Mangel von solchem im Corium. Oder die Epidermis und das Corium enthalten unabhängig voneinander Pigment. Oder drittens sind die Epidermiszellen pigmentiert, und die Farbstoff führenden Bindegewebszellen des Corium senden ihre Fortsätze in die Epidermis.

Nach Loeb (1899) zeigen sich keine Pigmentkörnchen in Epidermiszellen von Hautstückchen des Ohres weißer Meerschweinchen, die man auf die Haut von schwarzen Ohren transplantiert hatte. Umgekehrt wachsen pigmentierte Epidermiszellen von den Rändern eines schwarzen Hautstückchens weiter, das auf die Haut eines Weißen verpflanzt worden war. Das Bindegewebe ist also nicht die Quelle des Pigmentes, wenigstens nicht im Anfange.

Ebenso tritt nach Retterer (1887), der Untersuchungen an Foetus vom Esel von 8 cm Länge und des Pferdes von 22 cm Länge anstellte, das Pigment zuerst nur in den Epidermiszellen auf, und zwar in denen der tiefsten Schichten, nicht aber in den Intercellularräumen und nicht in der Cutis. Erst beim Pferdefoetus von 65 cm Länge zeigten sich auch pigmentierte Bindegewebszellen. (Analog verhält es sich mit der Pigmentierung der Haare.)

Pigmentierte Bindegewebszellen sah v. KÖLLIKER (1887) zahlreich im Bast des wachsenden Geweihes bei Hirschen und Rehen, die in die anfangs ungefärbte Epidermis einwandern.

An der Innenseite der Ohrmuschel des 5-tägigen Hundes wird nach POST (1893) das Pigment in langgestreckten Bindegewebszellen des Corium gebildet.

Das Pigment der Stacheln von Echidna-Embryonen entsteht nach RÖMER (1898, p. 53) an der Oberfläche der Cutis in letzterer selbst und füllt dann die am tiefsten gelegenen Zellen des Stratum germinativum.

Schweissdrüsen.

Die Schweißdrüsen-Entwickelung ist zuerst von WENDT (1834) untersucht worden. Ihre Ausführungsgänge sind schon beim 4-monatlichen Foetus durch Abziehen der Epidermis darstellbar. v. KÖLLIKER (1850, p. 167—171) dagegen sah sie erst im 5. Schwangerschaftsmonat in Form mikroskopisch feiner, durchaus solider Einstülpungen des Stratum germinativum der Epidermis, die senkrecht zur Oberfläche in die Cutis hineinwachsen, gelblich durchscheinend sind und aus rundlichen Zellen, wie diejenigen jenes Stratum, bestehen. In der Tiefe endigen diese soliden Zellenkolben mit verdickten, kolbenförmigen Anschwellungen.

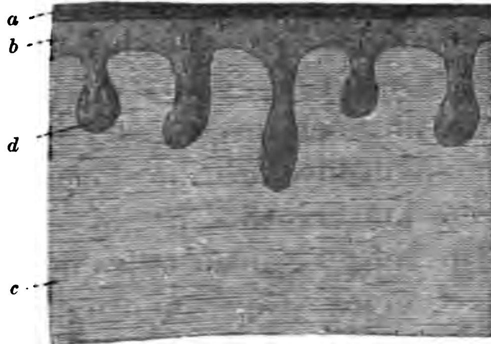


Fig. 189. Schweißdrüsenanlagen von einem 5-monatlichen Embryo. Ein Durchschnitt durch die ganze Haut mit 5 Drüsen. Vergr. 50. *a* Stratum corneum der Oberhaut. *b* Stratum germinativum. *d* Drüsenanlage ohne Lumen, aus kleinen runden Zellen bestehend. *C* Corium. (Nach v. KÖLLIKER, Entwickel. des Menschen. 1879. p. 793. Fig. 478 A.)

Diese Untersuchungen v. KÖLLIKER's stammen aus dem Jahre 1850, und seitdem hat, mit Ausnahme der Nachuntersuchung VON BRUNN's (1897), keine andere stattgefunden, und noch weniger ist etwas Neues hinzugekommen.

Nach v. KÖLLIKER haben diese erwähnten Anlagen in der Planta pedis 0,06—0,2 mm Länge auf 0,022 mm Dicke am peripheren Ende und 0,04—0,045 mm am centralen Ende; übrigens reichen sie anfangs nicht bis in die Tiefe des 0,056 mm dicken Corium hinein. In der Epidermis ist noch keine Andeutung eines Ausführungsganges vorhanden, so wie auch die ganze Anlage noch kein Lumen besitzt. Ein solches zeigt sich erst im 6. Schwangerschaftsmonat (v. KÖLLIKER, A. L. I. 1879, Fig. 479). Die Drüsenanlage ist dann weiter in die Tiefe gewachsen, fängt an sich zu winden und reicht bis in die Mitte oder bis in das tiefer gelegene Viertel der Dicke des Corium. Ihre Dicke beträgt zu dieser Zeit am blinden Ende 0,09 mm, weiter nach der Oberfläche hin 0,036—0,045 mm.

Sehr bemerkenswert ist das Verhältnis der Coriumfurchen zu den ersten Anlagen der Schweißdrüsen. Am Ende des 4. Schwangerschaftsmonates bilden sich an den Fingern unter der äußerlich glatten Epi-

dermisoberfläche die Anlagen der Primärfurchen, wie sie hier genannt werden sollen, aus. Sie entstehen als Wucherungen der Zellen des Stratum germinativum, die in Reihen angeordnet sind, zwischen welchen schmale Cutiswälle sich hinziehen. Die spätere konzentrische Anordnung an den distalen Phalangen der Finger und Zehen ist von Anfang an gegeben, und unter der Lupe machen ihre Reihen einen ganz ähnlichen Eindruck, wie sie die Anordnung auf den Fingern des Erwachsenen aufweist. Auch ihre Anzahl ist bei absolut geringeren Dimensionen ziemlich genau dieselbe, wie beim Erwachsenen; am kleinen Finger hatte ein 4-monatlicher Foetus etwa 50 Primärfurchen mit ebensoviel Cutisstreifen dazwischen; es werden alle diese Furchen mithin von vornherein ziemlich gleichzeitig angelegt. Jedoch entstehen, während die Fingerphalangen wachsen, an den Seitenrändern der letzteren einzelne neue Furchen, durch Teilung der schon vorhandenen. Die sich neubildenden Furchen endigen blind, und an den blinden Enden zeigt sich eine etwas beträchtlichere, rundliche Anhäufung von Zellen des Stratum germinativum. Die Vermehrung ist aber vergleichsweise nur unbedeutend.

An Flächenschnitten, die von der volaren Oberfläche der Finger oder Zehen des 5-monatlichen Foetus angelegt werden, sieht man nun mikroskopisch die Mündungen der Schweißdrüsen in den Furchen liegen. Von Anfang an ist die von Zellen des Stratum germinativum ausgefüllte Mündung des späteren Schweißdrüsenganges trichterförmig und ein wenig erweitert (Fig. 190). Nach der Tiefe zu folgen in radial-

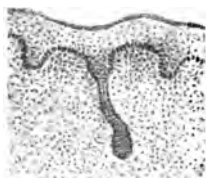


Fig. 190. Schweißdrüsenanlage auf dem senkrechten Durchschnitt der Haut der Fußsohle eines 5-monatlichen menschlichen Foetus. Vergr. 70. (Nach v. Brunn 1897. p. 77. Fig. 89.) Diese Fig. repräsentiert einen Querschnitt, die Fig. 189 wesentlich einen nach der Längsachse eines Hautriffes verlaufenden Längsschnitt. Die Schweißdrüsenanlage mündet auf einem späteren Hautriff, das durch sie wie in zwei kleine Hügel geteilt erscheint. Links und rechts davon liegt je eine kleine Epidermiseinstülpung; diese ist der Beginn einer definitiven Furche. Die Epidermis-Oberfläche erscheint zufälliger Weise etwas unregelmäßig (vergl. Fig. 189).

ulnaren Serienschnitten die Querschnitte der Schweißdrüsenausführungsgänge. Sie stehen in Reihen, sind etwa 0,08 mm voneinander am Nagelglied der großen Zehe beim Foetus aus dem Ende des 5. Schwangerschaftsmonates entfernt, während sie der Quere nach, also dem Abstand der Primärfurchen untereinander entsprechend, nur etwa 0,06 mm Distanz voneinander haben. Weiter nach der Tiefe zu folgen die Anlagen der Drüsenknäuel, die als kleine seitliche Ausstülpungen und Umbiegungen beginnen (Fig. 191).

Beim 5-monatlichen Foetus sieht die Sache eigentümlich genug aus. Die Mündungen der Schweißdrüsen liegen merkwürdigerweise in den Furchen, nicht wie beim Erwachsenen auf der Höhe der Riffe. Daraus folgt, da die Schweißdrüse selbstverständlich ihren Ort nicht ändern kann, daß die Primärfurchen den definitiven Furchen, Sulci cutis, nicht entsprechen. Beide sind voneinander ganz verschieden, und die Primärfurchen korrespondieren im Gegenteil mit den Hautriffen. Während die definitiven Furchen Einsenkungen des Corium und der Epidermis darstellen, sind die Primärfurchen ausschließlich Furchen des Corium, und die Epidermisoberfläche

geht glatt über die Stelle hinweg, wo sie liegen. Der 5-monatliche Foetus hat an seinen Fingern und Zehen noch gar keine definitiven Furchen (worauf His brieflich aufmerksam machte), höchstens Anfänge derselben (Fig. 190). Die letzteren Furchen entstehen erst im 6. Schwangerschaftsmonat, und zwar durch vermehrtes Wachstum der von den Primärfurchen bedeckten Cutiswälle, welche an Blutgefäßen und Nervenfaseranlagen reich sind. Indem die ersteren sich erheben, werden sie zu Hautriffen; die Epidermis zwischen den Riffen wuchert auf dem Querdurchschnitt scheinbar zapfenförmig in die Tiefe, was jedoch nur von der Erhebung und dem Wachstum der beiden benachbarten Riffe abhängt.

Erst am Ende des 5. (Fig. 190), gewöhnlich aber erst im 6. Schwangerschaftsmonat treten die bleibenden Furchen als schmale Zellenreihen auf. Sie liegen jede zwischen zwei nächstbenachbarten Primärfurchen, den späteren Riffen, und bestehen anfangs aus zwei Cylinderzellenlagen. Diese Zellen wenden ihre Basis dem späteren Riffe, ihre periphere Oberfläche der Achse der definitiven Furche zu; zwischen den beiden Zellenlagen befinden sich noch einzelne abgeplattete Zellen des Stratum corneum der Epidermis. Die Breite der definitiven Furchen beträgt am Zeigefinger eines 6-monatlichen Foetus anfangs nur 0,016 mm; von Anfang an handelt es sich um Furchen, an denen die freie Oberfläche der Epidermis sich einkerbt, was bei den Primärfurchen, über welche die Epidermisoberfläche glatt hinweggeht, nicht der Fall ist. Flächenschnitte der Volar- und Plantarseiten von Fingern und Zehen geben bei weitem die klarsten Bilder. Im 4. Schwangerschaftsmonat sieht man nur Primärfurchen, im 5. Monat in den letzteren zahlreiche rundliche Schweißporen in regelmäßigen Abständen, und im 6. Schwangerschaftsmonat verläuft eine schmale definitive zwischen je zwei Primärfurchen oder Hautriffen. Abgesehen von den sparsamen, durch sekundäre Teilung primärer Furchen ent-

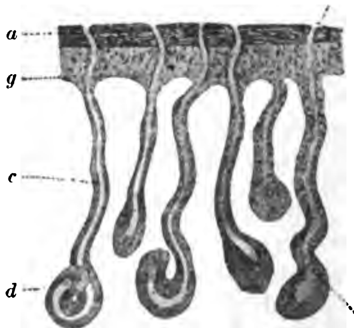


Fig. 191.

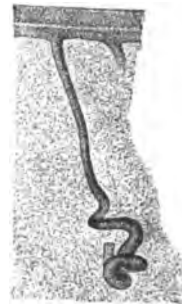


Fig. 192.

Fig. 191. Schweißdrüsenanlagen aus dem 7. Monat, vom Menschen. Vergr. 50. *a* Stratum corneum. *g* Stratum germinativum. *C* Schweißdrüsenkanal im Corium. *d* kolbiges Ende der Drüsenanlage. Das Lumen ist durchweg vorhanden, nur reicht es nicht ganz bis ans Ende des dickeren Teiles der Drüsenanlagen, die zum Drüsenknäuel sich gestalten. Fortsetzungen der Kanäle in die Oberhaut hinein und Schweißporen *f* sind da. B Ein Knäuel einer Schweißdrüse aus dem 8. Monat. (Nach v. Kölliker, Entwickelung der Menschen, 1879. p. 795. Fig. 480 A.)

Fig. 192. Schweißdrüsenanlage auf dem senkrechten Durchschnitt der Haut der Fußsohle eines 7-monatlichen menschlichen Foetus. Vergr. 70. Linker Hand ist das eigentlich abgerundete blinde Ende des bereits angelegten Schweißdrüsenknäuels quer abgeschnitten. (Nach v. Brunn, 1897. p. 77. Fig. 90.

standenen Primärfurchen (p. 312), bleibt die Anzahl der Primärfurchen, der definitiven Furchen und der Hautriffe stets dieselbe und unter sich die gleiche. Alle diese Gebilde sind dem Wesen nach schon beim 6-monatlichen Foetus angelegt und ungefähr in derselben Anzahl wie beim Erwachsenen vorhanden.

Im 7. Schwangerschaftsmonat sind die Schweißdrüsenanlagen bereits von Valentin (A. L. II. 1835. p. 277) in zwei Fällen nachgewiesen. Zu derselben Zeit oder etwas früher fand Kohlrausch (A. L. II. Bischoff, 1842. p. 467) an ihrem blinden Ende die Drüsen 0,088 mm dick, das periphere Ende ihres Ausführungsganges in der Cutis 0,022—0,029 mm dick. Die Anzahl der Drüsen betrug 144—225 auf einem Quadratmillimeter (was mit v. Kölliker's Abbildung, (1850. Fig. 46), so ziemlich übereinstimmt. Nach v. Kölliker reicht das blinde Ende bis an die tiefer gelegene Fläche des Corium, fängt an sich hakenförmig umzubiegen (Fig. 191) oder schon zu einem kleinen Knäuel (Fig. 192) von 0,09—0,0135 mm Durchmesser sich zu entwickeln. Der Drüsenausführungsgang im Corium macht mehrere Windungen, ist 0,034—0,035—0,5 mm dick und zeigt nun ein helles Lumen von 0,0068—0,009 mm. Die Wandung des ganzes Kanales hat sich verdickt, das Drüsenepithel ist einschichtig, und dessen Zellen sind rundlich-polyëdrisch wie früher. An den übrigen Körperstellen beginnen erst jetzt die Drüsenanlagen zu entstehen. Nach Grefberg (1883) kann man aber an bestimmten Hautstellen zahlreiche Uebergänge zwischen älteren und ganz jungen Anlagen finden.

Wie v. Brunn (1897, p. 77) fand, soll es den Anschein haben, als ob die Schicht glatter Muskelfasern, welche beim Erwachsenen die Schweißdrüsengänge umhüllen, aus den peripheren Lagen des Epithels dieser Gänge hervorginge. Diese Vermutung beruht auf irrtümlichen Angaben von Hörschelmann, Hesse, Sangster, Ranvier (1879, p. 1120) u. a., welche die Muskelfasern an die Innenfläche der Membrana propria verlegten. Die Membrana propria von Ranvier ist aber in Wahrheit die äußere Bindegewebshülle des Schweißdrüsenganges, die wirkliche strukturlose und gegen Kalilauge resistente Membrana propria hat Ranvier infolge seiner Untersuchungsmethode gar nicht zu sehen bekommen (W. Krause, 1881. p. 47).

Gelegentlich ist zu erwähnen, daß die Volarseite oder Plantarseite der Endphalangen der Finger oder Zehen beim Kaninchen schöne knäuelförmige Schweißdrüsen besitzen. Ueber ihre Entwickelung ist so wenig wie über die Entwickelung der Schweißdrüsen überhaupt bei Tieren etwas bekannt.

Beim Neugeborenen fand Valentin (A. L. II. 1835. p. 277) die Drüsengänge 0,079 mm, v. Kölliker (A. L. II. 1879) nur 0,034—0,045 dick; ihre Ausführungsgänge haben nach letzterem in der Cutis 0,018, im Stratum germinativum 0,05 mm Dicke. Die Drüsenknäuel besitzen teilweise bereits im 6., jedenfalls schon im 8. Schwangerschaftsmonat Doppelmündungen und haben in der Fersenhaut 0,13—0,15 mm Durchmesser.

Talgdrüsen.

Die erste und bisher einzige gründliche Untersuchung der Entwickelung der Talgdrüsen beim Menschen rührt von v. Kölliker (1850, p. 192—197) her. Sie zeigen sich am Ende des 4. Schwangerschaftsmonates als kleine ellipsoidische Auswüchse (Fig. 179, Fig. 193)

der Haarbälge, die aus einer dünnen, in die Haarbalgwand übergehenden Hülle und einer dichtgedrängten Zellenmasse bestehen; die Zellen gleichen denjenigen der äußeren Wurzelscheide und sind Abkömmlinge derselben, stammen aber ausschließlich von den cylindrischen Zellen der tiefsten Schicht dieser Scheide. Solche Talgdrüsenanlagen haben anfangs 0,045—0,068 mm Länge auf 0,022—0,36 mm Dicke. Sie treten nur an den Haarbälgen auf und erst dann, wenn in letzteren bereits die Haaranlage deutlich zu erkennen ist. Niemals entstehen Talgdrüsen unabhängig von Haaren in der Cutis; bekanntlich kann aber beim Erwachsenen an bestimmten Körperstellen das Haar und der Haarbalg zu Grunde gegangen sein, während die Talgdrüse (unpassend auch als Haarbalgdrüse bezeichnet) sich forterhält. Wie die Haare erscheinen die Talgdrüsen an verschiedenen Körperstellen zu verschiedener Zeit, zuerst an der Stirn und den Augenbrauen, zuletzt am Ende des 5. Schwangerschaftsmonates auch an den Extremitäten.



Fig. 193.

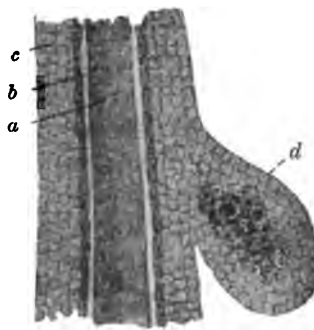


Fig. 194.

Fig. 193. Talgdrüsenanlage. Es sind nur die Teile der Haare und ihre Wurzelscheiden, an denen die Talgdrüsen sich entwickeln, vom 6-monatlichen menschlichen Foetus dargestellt. Vergr. 250. *a* Haar. *b* innere Wurzelscheide, hier mehr der Hornschicht der Oberhaut gleichend. *c* äußere Wurzelscheide. *d* Talgdrüsenanlage, höckerförmig und ganz aus denselben Zellen gebildet wie die äußere Wurzelscheide. (Nach v. KÖLLIKER, Entwickelung der Menschen. 1879. p. 796. Fig. 481 A.)

Fig. 194. Talgdrüsenanlage von einem 6-monatlichen menschlichen Foetus. Es sind nur die Teile der Haare und Haarbälge, an denen die Talgdrüsen sich entwickeln, dargestellt. Vergr. 250. *a* Haar. *b* innere Wurzelscheide, hier mehr der Hornschicht der Epidermis gleichend. *c* äußere Wurzelscheide. *d* Talgdrüsenanlage, flaschenförmig und mit Bildung von Fettkörnchen in den centralen Zellen. (Nach v. KÖLLIKER, Entwickel. d. Menschen. 1879. p. 796. Fig. 481 B.)

Korrespondierend mit der Entwickelung der Haarbälge werden sie größer, mehr kugelförmig, wachsen in die Tiefe, neigen sich schräg gegen die Achse des Haarbalges und werden birnförmig, wodurch der spätere Ausführungsgang sich anlegt. In ihrer dicksten Partie haben sie bis zu 0,0112 mm Durchmesser; ihre Zellen sind mit Ausnahme der tiefsten Schicht nach öfteren Teilungen rundlich-polyëdrisch geworden.

Während anfangs die Zellen in der Talgdrüse ganz denjenigen der äußeren Wurzelscheide gleichen, entstehen jetzt im Centrum der Drüse, in einer centralen Zellengruppe zahlreiche feine Fettkörnchen (Fig. 194). Letztere bilden sich zuerst in der Tiefe der Drüse, dann auch im späteren Ausführungsgange derselben, und diese Zellen gelangen in die Höhlung des Haarbalges, nämlich unmittelbar an das

Haar heran, welches sie bei ihrem Zerfall einfetten, womit der Beginn der Hauttalgsekretion gegeben ist.

Im 6. Schwangerschaftsmonat treten weitere Anlagen von der äußeren Wurzelscheide aus zu den schon vorhandenen hinzu, so daß ein kleiner Kranz von Talgdrüsen um jeden Haarbalg entsteht. Auch entwickeln sich seitliche Ausstülpungen an der anfangs nur aus einem Hohlraum und dem Ausführungsgange bestehenden Drüse, indem sich, wie es scheint, unter Beteiligung des wachsenden Coriumgewebes, das die hervorsprossende Zellenmasse einschnürt, allmählich eine acinöse Drüse mit vielen Drüsenbläschen entwickelt. Die später gebildeten Acini sprossen meist aus den anfänglich gebildeten hervor. Beim 7-monatlichen Foetus sind die meisten Drüsen noch einfach gestielte Schläuche von 0,009—0,0135 mm Länge auf 0,0045—0,0068 mm Breite; am äußeren Ohr und an der Nase giebt es noch einfache Drüsenschläuche, an letzterer auch kleine von nur 0,0022 mm Durchmesser.

Talgdrüsen im roten Lippenrande sind bei Erwachsenen konstant, fehlen aber dem Neugeborenen und entwickeln sich erst bei Kindern von 12—16 Jahren; sie nehmen an Zahl und Größe bis zur Pubertät zu, enthalten anfangs hier und da rudimentäre Härchen, die später ausfallen; die Drüsen sind stärker entwickelt an der Oberlippe, als an der Unterlippe, zahlreicher bei Männern als bei Frauen. Alles dies weist darauf hin, daß diese Drüsenentwickelung sich mit der Schnurrbartentwickelung zusammenstellen läßt. Näheres ist über die erstere nicht bekannt, es ist jedoch sicher, daß manche Drüsen auf einfacher Entwickelungsstufe stehen bleiben und nur einen einzigen Acinus aufweisen. Solche sind durchaus nicht pathologisch oder etwa atrophische Formen.

Säugetiere. Bei diesen Tieren verhält sich die Sache im wesentlichen wie beim Menschen. Beim Igel (Erinaceus europaeus) fand Sprenger (1898) als erste Anlage der zu den späteren Stacheln gehörenden Talgdrüsen an Foetus von 2 cm Körperlänge leichte seitliche Ausbuchtungen in der Mitte der Länge des Epidermiszapfens, welcher zu dieser Zeit die Anlage der Igelstacheln bildet. Dasselbe gilt übrigens auch für die Anlage der Talgdrüsen an den Haaren des Igels. Jede solche Anlage wird von einer einfachen Lage cylindrischer Zellen an ihrer Wand ausgekleidet. Im übrigen besteht sie aus polyëdrischen rundlichen Zellen des Stratum germinativum und verhält sich ganz wie die übrige Stachelanlage. Die Talgdrüsenanlagen nehmen nach und nach an Größe zu, die flachen Ausbuchtungen des Balges werden kugelförmig oder birnförmig und neigen sich schräg gegen die Längsachse des Balges, wobei die Einmündungsstelle in letzteren gegen die Oberfläche der Cutis gerichtet ist. Zugleich vergrößern sich die centralen Zellen in der Ausbuchtung, zeigen Fetttröpfchen in ihrem Inneren und werden nach und nach gelblich. Diese Verfettung beginnt am Grunde der Ausbuchtung und schreitet gegen den Stachelbalg hin fort, was nach Marks (1895) sich umgekehrt verhalten sollte. Später treiben die schlauchförmig gewordenen Drüsenanlagen seitliche Sprossen, die von den peripheren Zellen ausgehen und zu Acini werden. Letztere machen jeder für sich dieselbe fettige Metamorphose ihrer centralen Zellen durch, wie ursprünglich die Anlage der ganzen Talgdrüse.

Mammarorgane.

Die erste Anlage der Mammarorgane tritt als eine breite, flache Verdickung der Epidermis an der lateralen Bauchwand auf, dies ist

der Milchstreifen. Später bildet sich innerhalb des Milchstreifens eine leistenförmige Verdickung, die aus einem verdickten Bindegewebspolster besteht, das von zwei Furchen begleitet wird, welche die Epidermisverdickung seitlich begrenzen. Somit hat sich durch Anteilnahme des Corium aus dem Milchstreifeu eine Milchleiste oder Milchlinie herausgebildet. Jedenfalls ist der Milchstreifen das Primäre, die Milchleiste sekundär entstanden, wenngleich HUGO SCHMIDT (1896) das Gegenteil annahm. Noch später sondert sich die Milchleiste in Milchpunkte (Fig. 195) oder Milchhügel, indem zapfenförmige Verlängerungen der Epidermis in die Tiefe dringen; jeder Milchpunkt entspricht einem späteren Mammarorgan, aber nicht jeder Milchpunkt gelangt zu einer definitiven Entwickelung.

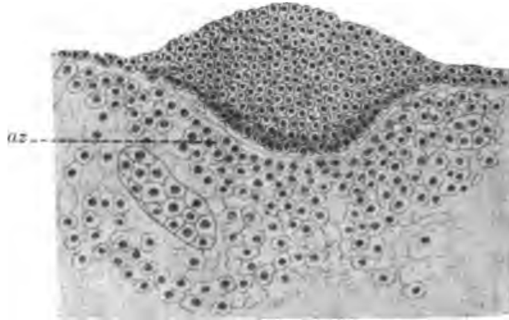


Fig. 195. Milchpunkt eines 15 mm langen Schweinsfoetus auf dem senkrechten Durchschnitt. *az* beginnende Areolarzone. Vergr. etwa 100. (Nach PROFÉ, 1898. Taf. XXI. Fig. 6.)

Die erwähnten Ausdrücke: Milchstreifen, Milchleiste, Milchlinie u. s. w. werden übrigens von mehreren Autoren in verschiedenem Sinne gebraucht. Abweichend von der erörterten Anschauung hält KLAATSCH (1893) die Milchleiste für eine sekundäre Bildung, die aus den primär vorhandenen Milchhügeln zusammengeflossen sei. Letztere wären Anlagen von Mammartaschen und die Milchleiste selbst das Rudiment eines Beutels, wie der der Beuteltiere, bei Placentaliern; die Milchleiste soll als Marsupialleiste bezeichnet werden. Diese Annahmen sind von BRESLAU

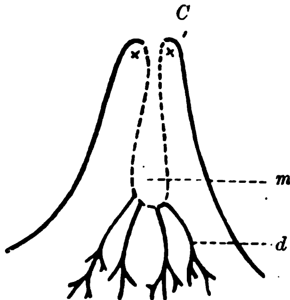


Fig. 196.

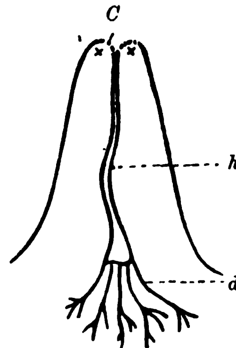


Fig. 197.

Fig. 196. Schema der Anlage der Rinderzitze nach GEGENBAUR u. a. *C* Cutiswall. *m* Mammartasche (oder Strichkanal). *d* Drüsenausführungsgänge. (BONNET, 1898. p. 959. Fig. 4.)

Fig. 197. Schema der Anlage der Rinderzitze nach REIN; u. a. *m* Mammartaschenrest. *C* Cutiswall. *h* Hauptausführungsgang (Strichkanal). *d* Drüsenausführungsgänge. (Nach BONNET, 1898. p. 959. Fig. 4.)

(1902*) acceptiert worden, doch hat Profé (1898) es für unnötig erklärt, der Milchleiste eine tiefere phylogenetische Bedeutung zuzuschreiben.

Andererseits unterscheiden Gegenbaur (1872) und Huss (1872) zwei Typen von Milchdrüsen. Bei den Wiederkäuern, Einhufern und Cetaceen entstehen primäre Zitzen. Auf dem Boden des die Zitze der Länge nach durchziehenden Ausführungsganges, der bei den Wiederkäuern Strichkanal heißt (Fig. 196), münden die Milchgänge.

Ihre Mündungen befinden sich in einem Areal, das dem Drüsenfelde entspricht. Letzteres ist eine Epithelialbildung. Ursprünglich bildet sich eine kleine knopfartige Epidermiswucherung, diese stülpt sich in die Cutis kolbenförmig ein, auf ihrer freien Oberfläche entsteht eine kleine Grube und ringsherum ein Cutiswall, nämlich eine ringförmige Erhebung des Corium nebst der Epidermis. Von der Basis der Epidermisverdickung wachsen die Drüsenanlagen in Form sich verästelnder solider Epithelstränge in die Tiefe. Sie heißen Epithelsprossen und die ganze Anlage das Drüsenfeld.

Bei den genannten Säugetieren wächst nun der Cutiswall sehr beträchtlich und bildet die Zitze, die einen einzigen Strichkanal enthält, an dessen blindem Ende die Milchgänge münden. Beim Menschen dagegen und vielen anderen Säugetieren hebt sich das Drüsenfeld durch Wucherung seines Corium und kommt auf die Spitze einer papillenförmigen Erhebung, der sekundären Zitze oder Papilla mammae zu liegen (vergl. Fig. 197). Diese Anordnung findet sich außer beim Menschen bei Affen, Prosimiern, Carnivoren, Edentaten, Nagern, Dickhäutern und Sirenen.

Beim Känguruh ist anfangs eine Zitze wie die des Rindes, nur viel niedriger, vorhanden. Bei dem säugenden Tiere aber wird sie zu einer längeren, derjenigen des Menschen entsprechenden Zitze. Das Schnabeltier (Ornithorhynchus paradoxus) besitzt nur ein flaches Drüsenfeld, ohne Papille und von dunklerer Farbe; diese Drüsen sind tubulöse oder Knäueldrüsen und gehören nicht zu den Talgdrüsen. Bei Echidna ist außer einem homologen Drüsenfelde die Anlage einer paarigen Mammartasche (Brutbeutel, Haacke) vorhanden, die aber der Marsupialtasche der Beuteltiere, welche unpaar ist und mehrere Junge einschließt, nicht homolog ist. Der Strichkanal würde also einer Mammartaschenhöhle entsprechen.

Auch Didelphys, die Murinen, Halmaturus haben nach Gegenbaur (1898, p. 123) einen einzigen Kanal in der Zitze, der aber ein echter Drüsenausführungskanal ist, aus Epidermissprossen entsteht und dem Strichkanal nicht zu homologisieren ist.

Gegenbaur und seine Nachfolger unterscheiden also zwei wesentlich verschiedene Typen der Milchdrüsenentwickelung, die durch das Rind und den Menschen repräsentiert werden. Beim Rinde münden die Milchgänge an der Basis des Strichkanales, welcher in der Achse der Zitze gelegen ist. Die Wand dieses Kanales wird vom Drüsenwall oder der Mammartasche geliefert. Der Areola, soweit von einer solchen die Rede sein kann, entspricht die innere Oberfläche des Strichkanales, oder sie liegt am Boden des letzteren.

Beim Menschen dagegen münden die Milchgänge auf der Spitze der Brustwarze (vergl. Fig. 197), ein Homologon des Strichkanales existiert nur als zeitweilige Vertiefung des Drüsenfeldes im siebenten Schwangerschaftsmonat, auch der Drüsenwall besteht nur zeitweise, und es ist eine Areola vorhanden. Beim Menschen schwindet also die

Mammartaschenanlage nach kurzem Bestehen, während sie beim Rinde sich in ganzer Ausdehnung als Cisterne und Strichkanal erhält. Beide Extreme sind durch alle möglichen Zwischenformen, wie sie bei Säugetieren vorkommen, untereinander verbunden.

Sehr viel einfacher als bei der Annahme von zwei Typen gestaltet sich die Sache nach der Anschauung von REIN (1882), der unter WALDEYER's Leitung arbeitete. Zuerst entsteht eine knopfförmige Epithelverdickung, die primäre Epithelanlage (Fig. 195, 199),

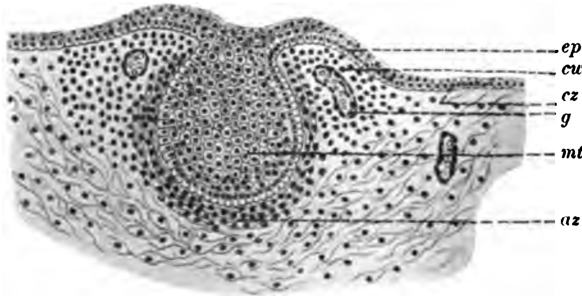


Fig. 198. Primitivzitze eines Schweinsfoetus von 65 mm Körperlänge auf dem senkrechten Durchschnitt. Vergr. etwa 100. *ep* Epidermis. *cw* Coriumwall. *cz* Lage cylindrischer Zellen. *g* Blutgefäße. *mt* sog. Mammartasche. *az* Areolarzone. (Nach PROFÉ, 1898. Taf. XXI. Fig. 7.)

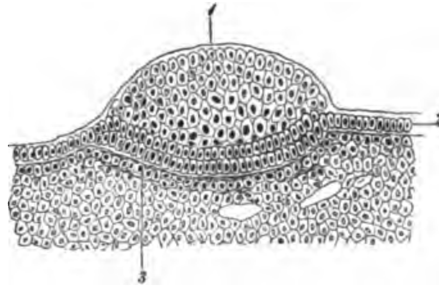


Fig. 199. Linsenförmige erste Anlage der Milchdrüse von einem 17 mm langen Kaninchenfoetus. Vergr. 70. *1* Epidermishügel. *2* Cylinderzellenschicht. *3* Anlage der Warzenzone. (Nach NAGEL, 1896. p. 119. Fig. 63.)

treibt dann seitlich und in die Tiefe dringende sekundäre Epithelsprossen (Fig. 200, 201). Geht nun die ursprüngliche zapfenförmige Epitheleinsenkung (Fig. 198) unter Verhornung zu Grunde, so entsteht ein Hohlraum, die Mammartaschenanlage oder der Strichkanal. Bleibt die Einsenkung eine geringe, so münden mehrere Milchgänge auf der Brustwarze nach außen. Letztere entsteht durch Wucherung eines Coriumanteiles der Warzenzone.

REIN (1882) sieht mithin in den oben nach GEGENBAUR angeführten Thatsachen keineswegs specifische, sondern nur quantitative Differenzen. Bei Wiederkäuern beginnt die Erhebung des Drüsenfeldes früher als beim Menschen und geht in größerem Umfange vor sich, so daß nicht mehr als ein quantitativer Unterschied vorliegt.

Abgesehen von diesen Differenzen kommt nach GEGENBAUR (1886) noch ein diphyletischer Ursprung der Mammarorgane in Frage. Die Mammardrüsen der Monotremen haben nämlich tubulösen Bau und gehen aus Schweißdrüsen, nicht Talgdrüsen hervor. Ihr Sekret kann als ein fettiger Schweiß bezeichnet werden, der von den Jungen abgeleckt wird. Die Drüsengänge teilen sich an ihrem blinden Ende in der Tiefe oder verzweigen sich und bilden vielfache Windungen. Bei Echidna wird ein Teil der Drüsenläppchen durch wenig gewundene Schläuche gebildet, die allmählich zum Ausführungsgang zusammentreten; bei diesem Tiere ist der letztere weit in der Längsachse der Läppchen verfolgbar

Die Drüsen der Monotremen können nicht ohne weiteres als Milchdrüsen bezeichnet werden. Nennt man sie so, so sind letztere hiernach differenten, zunächst diphyletischen Ursprunges, der aber mit den oben geschilderten Verschiedenheiten zwischen Mensch und Rind nichts zu thun hat.

Wenn die Jungen von Echidna, wie behauptet wird, das Drüsenfeld regelmäßig ablecken, so werden sie jedenfalls in dem fettigen Schweiß

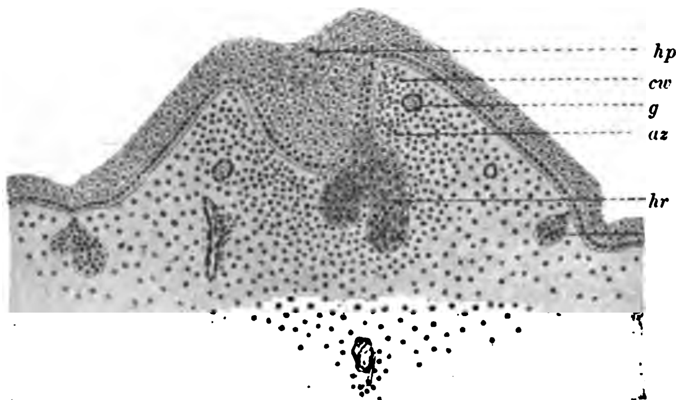


Fig. 200. Zitze eines Schweinsfoetus von 16 cm Körperlänge. Vergr. etwa 100. *hp* Pfropf verhornter Epidermiszellen in der Achse der Anlage. *cw* Coriumwall. *g* Blutgefäß. *az* Areolarzone. *sp* seitlich auswachsende Epithelsprosse. *hr* Haaranlage. (Nach PROFÉ, 1898. Taf. XXI. Fig. 9.) Vergl. die Mammartaschenanlage in Fig. 202.

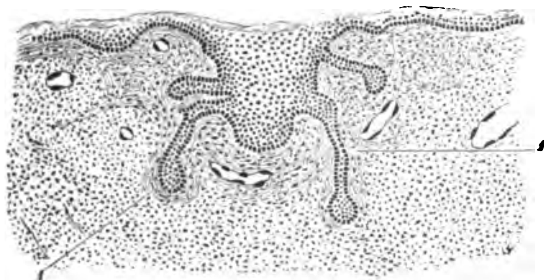


Fig. 201. Anlage der Milchdrüse bei einem 25 cm langen menschlichen Foetus. Vergr. 70. *1* Anlage des Stroma mit durchschnittenen Blutgefäßen. Die Epidermiswucherung zeigt mehrere sekundäre Ausläufer oder Sprossen. (Nach NAGEL, 1896. p. 120. Fig. 65.)

nicht viel brauchbare Nahrung erhalten. Die phylogenetische Ableitung der Mamma von Schweißdrüsen steht mithin auf schwachen Füßen. Nach KLAATSCH (1892) besitzen übrigens auch das Schaf und Antilope cervicapra eine Anzahl tiefer gelegener Mammartaschendrüsen, die von tubulösen Hautdrüsen sich ableiten sollen. Nach Untersuchungen an Didelphis marsupialis L. kam BRESSLAU (1902) zu viel weitergehenden Schlüssen. Die Mammartaschen von Echidna und die Marsupialtaschen von Beuteltieren sind einander homolog und liefern den Beutel. Ein diphyletischer Ursprung der Mammarorgane nach GEGENBAUR ist nicht mehr anzunehmen; wie die Mammarorgane der Beuteltiere sollen dieselben bei allen Säugern aus Schweißdrüsen entstehen. Jedoch hat die ausgebildete Drüse nur bei den Monotremen einen tubulösen Bau. Mag dem sein, wie ihm will, jedenfalls zeigen die Gl. areolares in der Um-

gebung der menschlichen Brustwarze, die aus der Mammartasche entstehen und accessorische Milchdrüsen sind, durchaus den Bau von Talgdrüsen, nicht von Schweißdrüsen.

Es sind nun die Verhältnisse bei den einzelnen Säugergattungen specieller durchzugehen, im wesentlichen lauten die Untersuchungen übereinstimmend.

Mensch. Zur Zeit sind die Befunde an ganz jungen menschlichen Embryonen noch so sparsam, daß es erforderlich erscheint, sie einzeln zu diskutieren.

Die ersten Anfänge einer Milchdrüsenanlage konnte STRAHL (1898) bereits bei einem menschlichen Embryo von 3 mm Körperlänge nachweisen. Man muß auch beim Menschen zwischen Milchstreifen und Milchleiste unterscheiden. Ersterer ist eine breite, lange, niedrige, nicht über die Epidermisoberfläche hervorragende Ektodermverdickung. Innerhalb dieses Milchstreifens bildet sich später eine kürzere, aber dickere Anschwellung, die Milchleiste. Der Milchstreifen ist bei Embryonen von ca. 7 mm Körperlänge deutlich ausgebildet, am meisten an den Ursprungsstellen der oberen und unteren Extremität; an den dazwischen gelegenen Partien ist er noch sehr niedrig. Beim Embryo von 8 mm Länge erreicht der Milchstreifen seine stärkste Ausbildung und erstreckt sich von der Achselgrube bis zur Inguinalregion. Innerhalb des cranialen Endes des Milchstreifens entsteht dann die Milchleiste. Bei Embryonen von 14—15 mm Körperlänge zeigt sich der Milchstreifen neben der Wurzel der Anlage der oberen Extremität und als Fortsetzung derselben, bis in die Inguinalregion reichend. Der Milchstreifen beginnt alsdann sich zurückzubilden, indem in seiner Mitte die relativ hohen Zellen sich abplatten und den Epidermiszellen der benachbarten Körperabschnitte ähnlich werden. So geschieht beim Menschen (wie auch bei Säugetieren) eine Zerlegung des Milchstreifens in eine beim Menschen geringere Anzahl von Teilen. Nur der craniale Abschnitt des Milchstreifens bleibt in der Anlage der Milchleiste erhalten und entwickelt sich zur Milchdrüse, der größte Teil des Streifens verschwindet später unter Abplattung seiner Zellen, wogegen bei Säugetieren während der Reduktion des ersteren sich mehrere Drüsenanlagen, Milchpunkte herausbilden.

Auch HIRSCHLAND (1898) hatte einen 4 mm langen menschlichen Embryo zur Verfügung. Caudalwärts von der Gegend des Herzens sowie von der eben hervorsprossenden stummelförmigen Anlage der oberen Extremität fand sich eine breite Verdickung der Epidermis an der seitlichen Leibeswand des Embryo, die cranialwärts ohne scharfe Grenze auslief und caudalwärts etwas abgeflacht zur Medianebene zu verfolgen war. Nahe an der Ansatzstelle der unteren Extremität erfährt das Ektoderm wieder eine bedeutende Verdickung. Die geschilderten Verdickungen stellen die erste Anlage des Milchstreifens dar, worin sich später die Milchleiste ausbildet.

Bei einem 6,75 mm langen menschlichen Embryo beginnt nämlich die letztere nahe caudalwärts vom Ansatz der oberen Extremität als eine von zwei Furchen begleitete Erhebung der seitlichen Leibeswand, welche von etwas dickerer Epidermis überkleidet wird. Letztere liegt auf einem verdickten Bindegewebspolster, das caudalwärts allmählich abnimmt, so daß die Furchen verstreichen; zugleich verdünnt sich die benachbarte Epidermis. In den mittleren Abschnitten seiner Länge enthält die Epidermis des Milchstreifens bei einem 8 mm langen Embryo etwa 4 Zellen-

kerne übereinander; caudalwärts verschmälert sich die Anlage zu einem an der Seitenwand des Embryonalkörpers liegenden Streifen. Letzterer läßt sich bis in die Gegend des Ansatzes der unteren Extremität verfolgen, wobei derselbe sich verbreitert, mehr ventralwärts wendet und schließlich in eine allgemeine Epidermisverdickung der Leibeswand ausläuft.

Eine etwas andere Auffassung rührt von Heinrich Schmitt (1898) her. Erst bei einem Embryo von 9 mm Körperlänge fand dieser Forscher die erste Anlage der Milchdrüse. Auf solcher, nach Schmitt allerfrühesten Entwickelungsstufe ist die Anlage hügelförmig oder flach-linsenförmig gestaltet. Eine Areolarwucherung ist nicht angedeutet. In Stadien, welche dem von Kallius (s. unten) beschriebenen entsprechen, war eine unbedeutende Areolarwucherung vorhanden, und die Milchdrüsenanlage lag auf einer Erhebung des Corium; bei noch älteren Stadien war diese Erhebung nicht konstant. Schmitt glaubt mit sehr großer Wahrscheinlichkeit annehmen zu dürfen, daß beim Menschen nur eine pectorale Milchleiste besteht. Den Hugo Schmidt'schen Milchstreifen fand Schmitt teilweise schon bei jüngeren Embryonen, welche das von Kallius erörterte Stadium der Milchdrüsenentwickelung zeigen, und hält es für wahrscheinlich, daß der Streifen Beziehungen zur Milchdrüsenanlage und den überzähligen Mammarorganen Erwachsener besitzt. Die individuellen Schwankungen in der Ausbildung der Milchdrüse sind recht groß. Die von Hugo Schmidt so benannten hyperthelialen Gebilde fanden sich bereits bei jüngeren Embryonen, doch kommen sie nicht in der Inguinal- und seitlichen Bauchgegend vor. Als wirkliche überzählige Milchdrüsenanlagen kann man wohl nur einen Teil dieser Epithelwucherungen auffassen, es kann aber sein, daß auch die übrigen mit der Mammaranlage in Beziehung stehen.

Kallius (1897) hingegen sah bei einem 15 mm langen, 30—34 Tage alten menschlichen Embryo eine etwa 1,5 mm lange Milchleiste. Sie beginnt 0,25—0,5 mm unterhalb der Anlage der oberen Extremität, setzt sich in der Axillarlinie caudalwärts ca. 1,5 mm weit geradlinig fort. Sie war jederseits etwa 0,2 mm hoch und 0,3 mm breit. Das craniale Ende dieser Milchleiste bestand mikroskopisch aus einer Verdickung der Epidermis, die tiefste Schicht dagegen aus cylindrischen Zellen, während die Oberfläche des Corium eben ist. Weiter caudalwärts nimmt die Epidermisverdickung zu, die Dicke der ganzen Milchleiste ändert sich aber nicht, und dies kommt dadurch zu stande, daß eine entsprechende Einsenkung in die Coriumoberfläche stattfindet. Auch der Mensch besitzt also in frühester Zeit eine gerade und relativ lange Milchleiste, homolog derjenigen von Säugetieren, die aber schnell wieder verschwindet. Nur das craniale Ende, woselbst die Coriumeinsenkung sich befindet, stellt einen Milchhügel oder eine primitive Zitze dar, diese linsenförmige, in das Corium eingesenkte Anlage persistiert, der übrige Teil der Milchleiste bildet sich zurück und verschwindet in der Norm; übrigens ist die zu Grunde gehende Partie größtenteils caudalwärts von dem Milchhügel gelegen.

Nach Hirschland (1898) hingegen trat erst bei einem menschlichen Embryo von 26 mm Körperlänge die Milchdrüsenlage als eine kurze, gedrungene, cirkumskripte Verdickung der Epidermis auf. Die äußersten Zellen derselben sind radiär gegen das umgebende Bindegewebe gestellt, letzteres ist verdichtet. Diese zapfenförmige Anlage kann als Milchpunkt bezeichnet werden; solche werden auch für etwaige überzählige accessorische Mammae sekundär an anderen Stellen des Milchstreifens angelegt.

Die Anlagen der Milchpunkte sind ursprünglich mehr spindelförmig, bald aber beginnt eine Resorption der Milchleiste zwischen ihnen, wobei die in der Richtung der letzteren länglich-spindelförmigen Anlagen sich abrunden (NAGEL, 1896).

Die Bildung der Milchdrüse selbst gehört der weiteren Entwickelung an. Die Zone der Brustwarze nimmt an Dicke noch zu, gleichzeitig treibt aber der Epithelzapfen Sprossen in die Tiefe, in das Stromalager hinein. Diese Sprossen sind anfangs solide, später werden sie hohl, und zwar von der Tiefe aus nach der Peripherie hin; sie stellen die Ausführungsgänge der Milchdrüse dar. Im Anfange sind sie mehr cylindrisch, nachher kolbenförmig, und schließlich werden ihre Enden unter Teilungen zu Acini, die ganz solide sind und im Gegensatz zu den Milchgängen kein Lumen besitzen. Im 7. Monat der Schwangerschaft erfolgt nach REIN (1882) im Centrum der Anlage eine Verhornung und Abstoßung von Epithelzellen, wodurch dieses ursprünglich vorgewölbte Centrum abgeflacht und ausgehöhlt wird.

Indem nun während der folgenden Entwickelungsperiode die soliden Sprossen weiter wachsen, seitliche Verzweigungen oder sekundäre Sprossen in das Stroma hineintreiben, entstehen die Acini und Milchgänge, wie sie sich beim neugeborenen Kinde finden. Die Ductus lactiferi zeigen nahe an ihrer Ausmündung bereits eine erweiterte Stelle, den Sinus lactiferus. Das Epithel der Gänge ist zweischichtig, inwendig besteht es aus Cylinderzellen; die der Wandung des Ganges ansitzende Schicht führt kubische Zellen. In den der Oberfläche zunächst gelegenen Teilen der Milchgänge, sowie an deren blinden Enden in der Tiefe bleibt jedoch das Epithel mehrschichtig. Eine Anzahl sekundärer Sprossen gehört jedesmal zu je einem Milchgang, erstere werden von ihren Nachbargruppen durch Stromagewebe getrennt, und so bilden sich die einzelnen Lappen der Milchdrüse. Fettzellen entstehen zuerst an der Basis der Mamma, später auch an deren Peripherie.

Erst während der beiden letzten Schwangerschaftsmonate bildet sich die Brustwarze. Sie entsteht durch Erhebung des centralen Teiles der Warzenzone aus der Mammartasche heraus. Jedoch können diese Vorgänge bis nach der Geburt sich verzögern; die Ausführungsgänge münden, wie gesagt, unter subcutanen Erweiterungen, auf der Spitze der Papilla mammae.

Im Bereich der Areola entwickeln sich Netze zahlreicher Bündel von glatten Muskelfasern, der M. subareolaris von SAPPEY (1879). Während des 1. Lebensjahres erhebt sich allmählich das frühere Drüsenfeld unter Entwickelung seines Bindegewebes und seiner Muskelfaserzüge zur Papilla mammae.

Ein wesentlicher Unterschied zwischen den Geschlechtern läßt sich bis zur Geburt in der Entwickelung der Mamma nicht nachweisen; die Differenzen gehören späteren Lebensperioden an.

Säugetiere. Was die Säugetiere anlangt, so erstrecken sich die Untersuchungen von REIN (1882)) hauptsächlich auf das Kaninchen und Pferd, außerdem auf das Rind. Schwein, den Hund, die Katze, den Maulwurf, Igel, das Meerschweinchen, die Ratte, Maus, Didelphys und das Känguruh. Hier sind zunächst die Ungulaten zu besprechen.

Perissodactyden. Die Zitze der erwachsenen Solipeden hat 2 (oder 3) Ausführungsgänge und nach GEGENBAUR (1872) entspricht die Zitze des Pferdes je 2 Zitzen des Rindes, die schon

frühzeitig nahe aneinander gerückt und von einem gemeinsamen Cutiswall umgeben sind. Beide Ausführungsgänge würden primäre Epithelsprossen und persistierende Mammartaschen repräsentieren. Im Gegensatz dazu fand Rein bei 13 cm langen Pferdefoetus eine einzige primäre Anlage, von welcher 2 deutliche kolbenförmige Sprossen in die Cutis sich einsenken. Die Zitze des Pferdes ist also der des Menschen und der Carnivoren u. s. w. homolog.

Zwei Pferdefoetus von 9,5 und 22 cm Körperlänge hat Clara Hamburger (1900) untersucht. Bei dem jüngeren fanden sich elliptische Ringwälle als Anlage der Zitzen, die sich über das Niveau der Cutis erheben. Sie werden durch Vermehrung der Zellen des Corium hervorgerufen, und diese Wucherung umgiebt zwei Einstülpungen des Stratum germinativum, die sich in das Corium hineinsenken. Dies sind nach Hamburger die beiden Mammartaschen. Am äußeren Rande einer jeden tritt bereits ein beinahe kugeliges, solides Gebilde auf, welches die Anlage einer Talgdrüse darstellt. Die Epidermiseinstülpung selbst zeigt in ihrer tiefsten Zellenlage Cylinderzellen, und von der Tiefe der Einstülpung wachsen Epithelsprossen in das Corium, welche von der Mammartasche sich abgrenzen, die Zone des areolären Bindegewebes durchbrechen und in das tiefere Bindegewebe hineinwachsen. In einem späteren Stadium, nämlich bei einem Foetus von 22 cm Körperlänge, zeigen sich die Anlagen der Talgdrüsen schon deutlicher als solche; in dem nach außen gekehrten Teil des Ausführungsganges, den Hamburger für einen Rest der Mammartasche hält, steckt ein Pfropf verhornter Epidermiszellen, und so weit wie letztere reicht auch die Cylinderform der tiefsten Zellenlage in die Tiefe. Die Zitze selbst erscheint als rundlicher Hügel, auf dessen Oberfläche die Mündungen der beiden Ausführungsgänge angedeutet sind. Hiernach sah sich Hamburger veranlaßt, der Ansicht von Rein entgegenzutreten. Letzterer erklärte, wie gesagt, in einfacher Weise die Epitheleinstülpungen für die erste Anlage der Milchdrüse; sie geheu von einer einzigen Primäranlage aus, die einer Mammartasche gleichwertig ist. Mit Gegenbaur u. a. zieht Hamburger die Annahme von 2 Mammartaschen vor, die successive näher aneinander rücken und schließlich, von einem gemeinsamen Cutiswall umgeben, eine einzige Zitze bilden. Was aber Rein primäre Epithelsprossen nennt, sind für Hamburger sekundäre.

Wie man sieht, handelt es sich weniger um verschiedene Thatsachen der Beobachtung, als um deren Deutung, denn das Auftreten von zwei Einstülpungen wird allseitig anerkannt. Es fragt sich eben, ob jene beiden Einstülpungen als Mammartaschen zu homologisieren sind oder nicht.

Nun haben aber nach Schwalbe (1898) die sogenannten Mammartaschen der Huftiere nichts mit den Milchdrüsen zu thun. Letztere und die Inguinalgruben sind ganz verschiedene Bildungen, und diese Gruben sind keineswegs der Mammartasche von Ornithorhynchus oder dem Drüsenfeld von Echidna zu parallelisieren.

Esel. Die Zitze der Eselin hat nach Hamburger (1900) beim 11 cm und 28 cm langen Foetus zwei, nicht aber, wie gewöhnlich angegeben wird, drei Ausführungsgänge. Die Verhältnisse sind sonst ganz ähnlich wie beim Pferde, und auch bei dem längeren Foetus waren noch die Reste von zwei Mammartaschen nachweisbar. Die Zitze der Solipeden entspricht also zwei dicht aneinander gerückten Zitzen des Rindes. Erstere gehört nach Hamburger in eine Ent-

wickelungsreihe, die vom Schwein, Rind, Pferd zum Menschen aufsteigt. Beim Schwein (Fig. 198) bildet die Mammartasche das kurze Mündungsstück der Ausführungsgänge; beim Rind schwindet sie durch Abflachung nahezu vollständig, und beim Menschen stülpt sich der Grund der Mammartasche nach außen und wird so ein Teil der Brustwarzenoberfläche, während beim Pferd und Esel die Zitze allmählich ganz und gar verstreicht.

Artiodactylen. Beim Schwein bleibt nach PROFÉ (1898) die Mammartasche in Gestalt des sehr kurzen gemeinschaftlichen Mündungsstückes der 2 oder 3 Ausführungsgänge bestehen. Zwischen Schwein und Mensch steht das Rind in der Mitte, bei welchem die Mammartasche durch Abflachung beinahe ganz verschwindet. PROFÉ fand beim Schwein an 160 Embryonen eine bedeutende Ueberzahl von Anlagen foetaler Zitzen im Vergleich zum erwachsenen Tiere. Es läßt sich darin eine von der Brustgegend caudalwärts fortschreitende Reduktion der Zahl der ersteren erkennen.

Rind. Hier bestätigte PROFÉ (1898) den von BURKHARDT (1897) bei diesem Tier entdeckten Milchstreifen, und zwar fand ihn PROFÉ schon bei Rindsembryonen von 2,5 cm Körperlänge. Aus dem späteren leistenförmigen Reste des Streifens, der Milchleiste, leitet sich die Entstehung der Milchdrüsen ab. Der Milchstreifen ist nur eine Epithelverdickung, keine Cutiseinstülpung, wie die Marsupialtasche; auch bleibt keine, mit einer großen centralen Höhlung ausgestattete Mammartasche beim Rinde bestehen. Vielmehr ist nach REIN, wie gesagt der Boden (Sinus oder Cisterne) des Strichkanales nicht Mammartaschengrund, sondern das kolbig verdickte, mit weitem Lumen versehene Ende des von der später rückgebildeten zapfenförmigen Anlage ausgegangenen Epithelsprosses. Dieser Epithelstrang ist auch nach PROFÉ

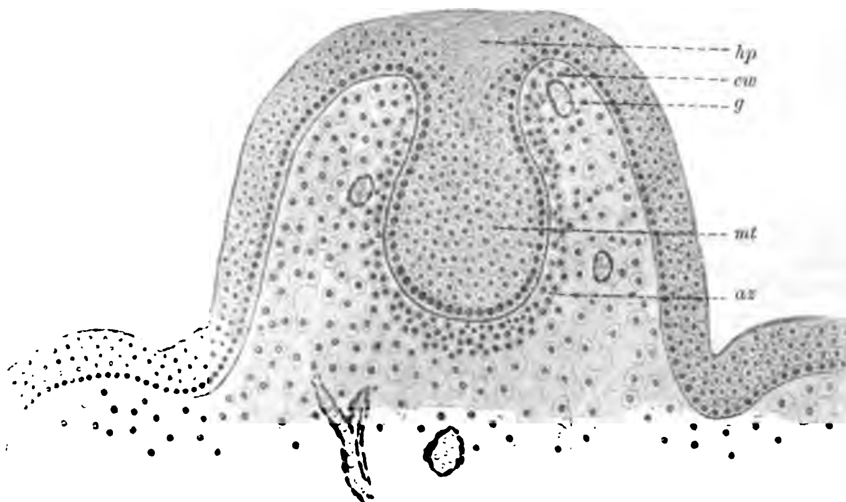


Fig. 202. Primitivzitze eines 10,5 cm langen weiblichen Rinderfoetus, auf dem senkrechten Durchschnitt. Vergr. etwa 100. Die Anlage ist kolbenförmig. *hp* Pfropf verhornter Epidermiszellen in der Achse der Anlage. *cw* Coriumwall. *g* Blutgefäß. *mt* sog. Mammartasche. *az* Areolarzone. (Nach PROFÉ, 1898. Taf. XXII. Fig. 16.)

vom Boden der Mammartasche in die Tiefe gewuchert und hat die Anlage der Drüse gebildet. Dies bestätigte ferner Tourneux (1892).

Es sind folglich zwei Phasen in der Entwickelung nach Profé zu unterscheiden, die der Mammartaschenbildung (Fig. 202) und die der Epithelsprossenbildung (Fig. 203); letztere Sprossen entstehen

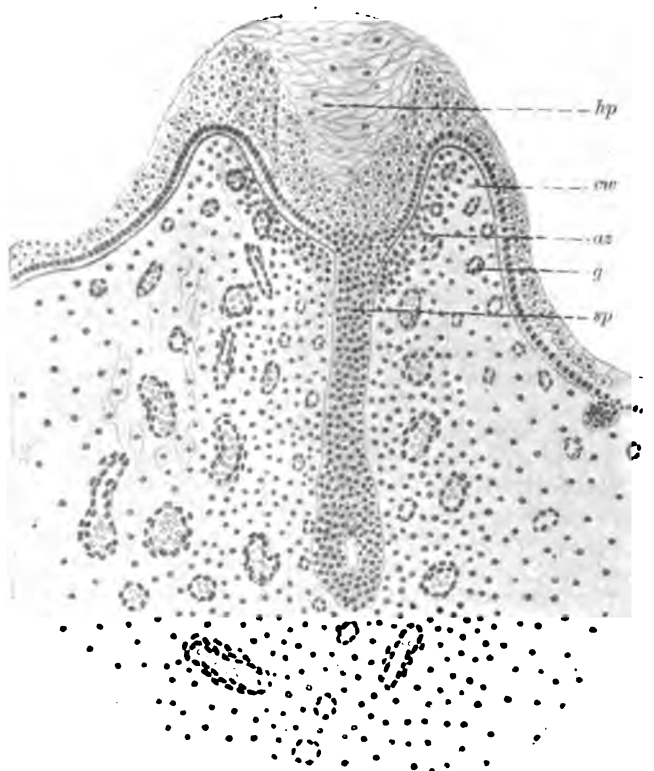


Fig. 203. Primitivzitze eines 16 cm langen weiblichen Rinderfoetus, auf dem senkrechten Durchschnitt. Vergr. etwa 100. Im Vergleich zu Fig. 202 ist die Zitze in die Länge gewachsen, die Mammartasche abgeflacht. *hp* Pfropf von verhornten Epidermiszellen in der Achse der Anlage. *cw* Coriumwall. *az* Areolarzone. *g* Blutgefäß. *sp* Epithelsprosse, die sich vom Grunde der Mammartasche in die Tiefe fortsetzt. (Nach Profé, 1898. Taf. XXII. Fig. 17.)

durch Wucherung der Randzellenzone der Mammartasche. Die Sprossenbildung tritt beim Rind (und beim Schwein) gleichzeitig mit den Haaranlagen auf. Der Strichkanal entwickelt sich aus dem geschilderten (nach Rein sekundären) Epithelsproß und ist gleichwertig einem der Milchausführungsgänge des Schweines oder Menschen. Die Mammartasche des Rindes flacht sich schließlich bis zu völligem Verstreichen ab.

S c h a f. Nach Profé (1898) ist die Inguinaltasche des Schafes ein lateralwärts von dem Milchstreifen auftretendes rudimentäres Marsupium. (Beuteltasche, Brutbeutel, Profé) und die Mammartasche davon ganz verschieden. Klaatsch (1892) betrachtet dagegen die Inguinaltaschen des Schafes, sowie einiger Antilopen ebenfalls als persistierende Mammar-

taschen, die jedoch nach SCHWALBE (1898), wie gesagt, mit der Mammartaschenbildung gar nichts zu thun haben.

Carnivoren. Bei der Katze sah SCHICKELE (1899), daß die Milchstreifen beider Seiten sowohl cranialwärts als caudalwärts konvergieren. Hieraus resultiert dann später eine Anordnung der Milchdrüsen zu einer cranialen Brustdrüsengruppe und einer caudalen Leistendrüsengruppe, zwischen denen ein bedeutender Abstand sich herausbildet.

Rodentia. Bei Embryonen von der Maus, Ratte und des Kaninchens fand SCHICKELE (1899) die Verhältnisse ebenso wie bei der eben erwähnten Katze, was die Sonderung der Milchdrüsenanlagen in zwei Gruppen, eine craniale und eine caudale, betrifft.

Ratte. Die ersten Anzeichen eines Milchstreifens bei der Ratte (Mus decumanus) sah HENNEBERG, der ca. 40 Embryonen untersuchte, beim 11-tägigen Embryo in Gestalt einiger größerer kubischer Zellen an der dorsalen Grenze der Seitenwandzone des Rumpfes. Der Milchstreifen dehnt sich allmählich ventralwärts aus und ist bei 13-tägigen Embryonen bereits zweischichtig geworden. Sehr wenig später tritt im Bereich des Milchstreifens eine Milchleiste auf, von welcher sich ventralwärts noch ein Rest des Milchstreifens erstreckt. Die Milchleiste liegt in ihrer ganzen Ausdehnung auf der Extremitätenleiste, sie beginnt in der Achselhöhle und endigt dorsalwärts von der hinteren Extremität. Eine Fortsetzung in die Inguinalgegend konnte HENNEBERG nicht konstatieren. Bei 14-tägigen Embryonen sondern sich die drei pectoralen und der proximale der drei abdominalen Milchpunkte, und zwar wird der am meisten cranialwärts gelegene von den pectoralen zuerst selbständig. Die beiden inguinalen Milchpunkte treten später auf als die übrigen und unabhängig von der Milchleiste; jedoch sind die ersteren kurze Zeit bei $14^1/_2$-tägigen Embryonen durch eine leistenähnliche Verdickung der Epidermis verbunden. Während bei 14—15-tägigen Embryonen die übrigen Anlagen bereits zapfenförmig geworden sind, verharren die beiden inguinalen Anlagen noch auf der Stufe des Milchpunktes oder Milchhügels. Allmählich rücken alle Anlagen ventralwärts und haben bei 15-tägigen Embryonen ihre bleibende Lage erlangt, während der Milchstreifen verschwunden ist. Bei 16-tägigen Embryonen haben sämtliche Milchdrüsenanlagen das kolbenförmige Stadium erreicht.

Cetaceen. Die erste Anlage des Mammarorganes der Delphine fand GULDBERG (1899) bei einem 18 mm langen Foetus von Phocaena communis. Eine sanfte, schwach konvexe, auf einer unbedeutenden Wucherung des Corium gelegene Epithelverdickung befindet sich zwischen den Anlagen der äußeren Geschlechtsorgane und des Rudimentes einer distalen Extremität; sie wird von beiden durch eine mehr oder weniger tiefe Einsenkung oder Furche geschieden. Bei einem 26 mm langen Foetus von *Delphinus acutus* GRAY war dagegen schon eine länglich rundliche Epidermiseinstülpung in das Corium hinein vorhanden, sie verlief in schräger Richtung cranialwärts in die Tiefe.

Weitere Entwickelungsstadien von Delphinen, namentlich bei einem 64 mm langen Foetus von *Monodon monoceros* hat KÜKENTHAL (1893, 1895) beschrieben, worauf hier verwiesen werden muß.

Monotremen. Die Vergleichung der Mammarorgane dieser primitiven Säugetiergruppe mit den übrigen wurde bereits oben (p. 319)

erörtert. Bei letzteren wird nach Gegenbaur (1886) der Milchpunkt zur Mammartaschenanlage, der Boden derselben ist das Drüsenfeld von *Echidna*, welches, wie oben erwähnt, dem Grunde des Strichkanales beim Rinde und der Brustwarze des Menschen entspricht. Semon (1899) nimmt seine frühere Angabe von der ursprünglich paarigen Beutelanlage bei Echidna zurück. Im Vergleich dieses Mammarapparates mit dem von Ornithorhynchus ist derjenige des letztgenannten Tieres als rückgebildet und abgeändert aufzufassen. Ein Brutbeutel existiert weder auf der Höhe der Lactation, noch wenn die Eier in der Tuba eben befruchtet waren. Breslau (1902) hat 19 Exemplare von *Didelphis marsupialis* untersucht, die von 1—9 cm Körperlänge hatten.

Nerven der Haut.

Die Entwickelung der Hautnerven selbst ist hauptsächlich an Batrachierlarven untersucht worden, da sie ein vortreffliches und leicht zugängliches Objekt für die Beobachtung darbieten.

Anuren. In den eben hervorsprossenden Schwänzen von Batrachierlarven bestehen nach Hensen (1864, 1868) die Nervenbündel anfangs aus marklosen, aber glänzenden, feinen Nervenfasern ohne Kerne oder Scheiden; diese Fasern teilen sich dichotomisch. Später treten im Inneren der Bündel Kerne auf, die sich nach und nach auch an den Aesten und bis zu den letzten Enden hin erstrecken. Sie gehören amöboiden Zellen an, welche sich an die Nervenbündel anlegen und sie umscheiden. Die Kerne teilen sich nach v. Kölliker (1886) auf dem Wege der Karyomitose.

Ob die Scheiden an den Verzweigungen der Nervenbündel allmählich distalwärts sich verschieben oder ob sie an Ort und Stelle an denselben entstehen, ist nicht sichergestellt.

Die weitere Entwickelung der Hautnerven ist schon vor langer Zeit von v. Kölliker (1846) im Schwanz der Froschlarven studiert worden. Die doppeltkonturierten Nervenfasern gehen in blasse, verästelte Endfasern über, erstere sind aus den spinalen Ganglienzellen hervorgewachsen, letztere entstehen aus spindelförmigen Zellen des Mesenchym (v. Kölliker, 1860, p. 537. Fig. 166). (Auch Harrison (1899) kommt nach neuen Untersuchungen am Lachs (Salmo salar) zu dem Resultat, daß die Achsencylinder Ausläufer von Ganglienzellen sind und keineswegs aus Zellenketten hervorgehen.) Die verästelten und anastomosierenden Endfasern sind bis 0,003—0,004 mm dick, viele aber außerordentlich fein. Sie sind nicht als freie Achsencylinder aufzufassen, indem sich vom benachbarten Mesenchym aus spindelförmige oder sternförmige Bindegewebszellen von Strecke zu Strecke an die Endfasern anlegen und dieselbe umscheiden, sie auch mit ihren Ausläufern begleiten. Ihre länglichen Kerne vermehren sich durch Teilungen. Von ihnen aus bildet sich an Endfasern, die 0,001—0,002 mm Dicke erreicht haben, zwischen den Bindegewebszellen und den Nervenfasern das Nervenmark, das von Anfang an als eine feine Röhre auftritt und peripherwärts weiter wächst. Dabei ist merkwürdig, daß markhaltige Strecken an einzeln verlaufenden Nervenfasern häufig durch vorläufig marklos gebliebene getrennt werden. Zahlreiche Einschnürungen bedingen die Bildung vieler kurzer Segmente, die bald in die Länge wachsen. Durch die Teilungen

der bindegewebigen Zellen entsteht eine Scheide, die als Neurilem (sog. SCHWANN'sche Scheide) zn bezeichnen ist. Nicht minder teilen sich die doppeltkonturiert gewordenen Fasern, und zwar dichotomisch. Stärkere oder schwächere Bündel von Nervenfasern entstehen durch Differenzierung innerhalb der ursprünglich vorhandenen Endfaser, die in die Dicke gewachsen ist, vielleicht auch durch Anlagerung anderer selbständiger Nervenfasern. Mit dem Wachstum der Schwanzflosse werden auch die Anastomosen zwischen den Nervenbündeln zahlreicher; zugleich vermehrt sich die Zahl der Nervenfasern, nach v. KÖLLIKER durch das Hervorwachsen neuer Nervenfasern aus dem Rückenmark. Was die Endigung betrifft, so ließ man früher die feinsten spitzen Ausläufer der Endfasern im Kernkörperchen von Epidermiszellen oder im Protoplasma der letzteren endigen, was jetzt nicht weiter erörtert zu werden braucht. Ueber die Stiftchenzellen s. oben Epidermis (p. 258). Uebrigens ist bei den Nervenendigungen die Thatsache interessant, daß sie nach v. KÖLLIKER (1886) mit der Zeit an Zahl zunehmen, also keineswegs von vornherein sämtlich angelegt sind.

Nervenendigungen. Die Entwickelung der Nervenendigungen in der Haut ist nur an wenigen Stellen erforscht, was seine natürliche Erklärung in der Schwierigkeit der Untersuchung findet. Zu erwähnen sind die VATER'schen Körperchen, die Endkolben, Tastkörperchen, die HERBST'schen nnd GRANDRY'schen Körperchen, welche letzteren in der Schnabelhaut von Wasservögeln vorhanden sind. Alle diese terminalen Körperchen entstehen aus dem Mesenchym. Zellenhaufen umgeben anfänglich das knopfförmige Ende der marklosen Terminalfaser, in welche eine doppelkonturierte Nervenfaser übergeht, und sekundär entsteht aus den peripheren Zellen eine Bindegewebshülle, die sich enorm verdicken und durch Lymphanstauung in ihren Interstitien zu Kapselsystemen, z. B. eines VATER'schen Körperchens, ausbilden kann.

VATER'sche Körperchen. Was deren Entwickelungsgeschichte betrifft, so liegen nur wenige Beobachtungen vor. PAPPENHEIM (1846) fand bei 11 cm langen Katzenfoetus noch keine Spur, bei 12 cm langen sah er Zellenhaufen ohne Höhlung und ohne Nervenfaser, nur der Zusammenhang des Stieles mit einer Nervenfaser konnte erkannt werden. Die konzentrischen Kapseln wurden nach und nach von der Peripherie nach dem Centrum hin sichtbar. Diese Beobachtungen bestätigte GERLACH (1846) nach eigenen Untersuchungen. Bei menschlichen Embryonen fanden HENLE und v. KÖLLIKER (1844) an Alkoholpräparaten ähnliche Zellenhaufen in der Mitte des 6. Schwangerschaftsmonates, die keine besondere Gruppierung der Zellen, entsprechend den späteren Kapseln wahrnehmen ließen. Bei Neugeborenen sind die Körperchen schon ganz denen der Erwachsenen ähnlich, nur kleiner und bestehen aus einer geringeren Anzahl von Kapseln mit wenig oder gar keiner Flüssigkeit, was eine Aehnlichkeit mit dem Verhalten des Systems der inneren Kapseln in Körperchen von Erwachsenen hervorruft. HENLE und v. KÖLLIKER schlossen aus den angedeuteten Befunden, daß die VATER'schen Körperchen aus einfachen Zellen sich entwickeln und früher in ihrer eigentümlichen eirunden Gestalt sich zeigen, als sie mit besonderen Geweben versehen sind, ferner, daß nur ein Teil der Kapseln, wie es scheint, das System der inneren Kapseln, bei der ersten Entstehung sich bildet, während die anderen erst nachher, wahrscheinlich durch Umlagerung entstehen; endlich, daß

die Intercapsularflüssigkeit erst bei fast vollendeter Bildung der Körperchen sich anzusammeln beginnt. Als ein Rest aus dem Entwickelungshergange ist das Ligamentum intercapsulare nach einer Vermutung von Herbst (1848) anzusehen, indem der anfänglich bis zum peripheren Pol sich erstreckende Innenkolben nach und nach sich gleichsam zurückziehen, die angrenzenden, innersten Kapseln einander näher rücken und zusammenwachsen sollen.

Nach Rauber (1898) ist die Nervenfaser der Körperchen als Dendrit einer Spinalganglienzelle aufzufassen, welcher nicht in das Lamellenkörperchen hineinwächst, sondern nach und nach von letzterem umhüllt wird.

Ein von W. Krause (1860) gemessenes Körperchen aus der Volarfläche des Zeigefingers eines Foetus vom Ende des 5. Schwangerschaftsmonates hatte 0,29 mm Länge, 0,11 mm Breite, es war daran die äußerste Kapsel sehr deutlich, ebenso die innerste zu erkennen; die übrigen bestanden aus angedeuteten Schichten mit einer ungeheuren Anzahl längsgestellter, ovaler Kerne; Querfasern waren nicht wahrzunehmen. Die erwähnten Kerne fanden sich auch im Innenkolben, der 0,225 mm Länge auf 0,018 mm Breite hatte, in seiner Achse verlief eine sehr deutliche, glänzende Terminalfaser von 0,0038 mm Breite und endigte dicht vor dem peripheren Ende des Innenkolbens mit einer leichten Anschwellung. Henle und v. Kölliker (1844) fanden beim 5—6-monatlichen Foetus die Länge zu 0,18—0,225, die Breite zu 0,072—0,09, beim neugeborenen Kinde die Länge zu 0,68, die größte Breite zu 0,38 mm.

Tastkörperchen. Sie sind schon beim 7-monatlichem Foetus in den Papillenspitzen der Vola manus nachweisbar (W. Krause, 1860, p. 89). Es sind kleine gewöhnlich annähernd kugelige Bläschen, an welche die doppeltkonturierte Nervenfaser meist in der Achse der

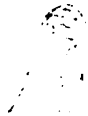


Fig. 204. Tastkörperchen aus der Volarfläche des 3. Fingergliedes vom Zeigefinger eines 7-monatlichen Foetus. Mit sehr verdünnter Natronlauge. Vergr. 350. (Nach W. Krause, Die terminalen Körperchen. Hannover 1860. Taf. II. Fig. 11.)

Coriumpapille herantritt. Die Körperchen haben (W. Krause, 1860) eine dünne Bindegewebshülle mit einzelnen Kernen und zeigen einige Querstreifen, wie sie für ausgebildete Tastkörperchen so charakteristisch sind. Sie werden als die stärker lichtbrechenden Grenzen der abgeflachten Kolbenzellen gedeutet, aus welchen das Tastkörperchen zum Unterschiede von anderen Terminalkörperchen aufgeschichtet ist. Es würden anfangs also nur wenige solcher Zellen das Körperchen konstituieren.

Beim neugeborenen Kinde sind die Tastkörperchen bereits ellipsoidisch, sie haben zahlreichere Querstreifen erhalten. Sie haben dann meistens 0,022 mm Durchmesser, selten sind kleinere von 0,018 mm Durchmesser, etwas häufiger größere von 0,034 mm Länge und 0,022 mm Breite. Die doppeltkonturierten Nervenfasern haben 0,0027 mm Dicke. Das neugeborene Kind besitzt bereits ebensoviel Tastkörperchen und folglich Nervenendapparate an seinen viel kleineren Fingern und Zehen, wie der Erwachsene. Es hat auch entsprechend feineren Raumsinn. Mithin entstehen keine neuen Tastkörperchen (und wohl überhaupt keine Terminalkörperchen) nach der Geburt.

Endkolben. Die kugeligen Endkolben in der Conjunctiva bulbi des Menschen sind erst einmal auf ihre Entwickelung untersucht. Bei einem 6-monatlichen Foetus machten sie den Eindruck von Kern- oder Zellenhaufen, besaßen aber bereits eine wahrnehmbare Umhüllungsmembran. Ihre Form ist kugelig, ihr Durchmesser beträgt etwa 0,018 mm (W. Krause, 1869. p. 90).

Herbst'sche Körperchen. Im Raum zwischen den Unterschenkelknochen des Huhnes sind diese Terminalkörperchen mit Deutlichkeit erst gegen das Ende der 2. Woche der Bebrütung wahrzunehmen (W. Krause, 1860. p. 40). Die Körperchen zeigten sich ganz durchsichtig und boten keine Spur von der bräunlichen Farbe der Querfaserschicht. Während die Längsfaserschicht eine sehr bestimmte Begrenzung nach außen bildete, waren anstatt der queren Fasern zahlreiche rundliche, mit großen Kernen versehene Zellen vorhanden, die nach Zusatz von verdünnter Essigsäure am deutlichsten waren. Der Innenkolben erschien nicht bestimmt differenziert, die Terminalfaser aber war immer mit großer Deutlichkeit wahrnehmbar und zeigte sich als eine in der Achse des Körperchens verlaufende, glänzende, etwa 0,002 mm breite Faser. Die Länge der Körperchen betrug im Maximum 0,135, im Minimum 0,081, im Mittel 0,108 mm, die Breite im Maximum 0,072, im Minimum 0,036, im Mittel 0,05 mm. Beim eben ausgekrochenen Hühnchen hatten sich die Dimensionen ungefähr verdoppelt; es betrug die Länge im Maximum 0,311, im Minimum 0,198, im Mittel 0,241, die Breite im Maximum 0,144, im Minimum 0,09, im Mittel 0,108 mm. Die Terminalfaser hatte etwa 0,0038 mm Durchmesser und verlief in der Achse des blassen Innenkolbens, der nach außen durch eine sehr dichtgedrängte Schicht von großen Kernen von der Querfaserschicht getrennt wurde. Letztere bestand noch aus ziemlich homogenem, durchsichtigem Bindegewebe mit sehr zahlreichen Kernen, die Längsfaserschicht war noch viel dünner als beim ausgewachsenen Tiere und zeigte auch der Länge nach gestellte, aber dichter stehende Kerne.

Auch Scymonowicz (1896) hat die Herbst'schen Körperchen und zwar in der Schnabelhaut von Entenembryonen am 21.—27. Bebrütungstage beschrieben. Seine Abbildung vom letztgenannten Tage (1896, Taf. XIV. Fig. 27) zeigt ein Herbst'sches Körperchen in der Kantenansicht, daher nur eine Reihe von Zellen am Rande des Innenkolbens, ferner die durch Methylenblau gefärbte Terminalfaser und eine Umhüllung, die 2—3 Lagen von konzentrisch angeordneten Kernen, aber noch keine verschiedenen Schichten enthält. Die Abbildung stimmt ganz und gar mit dem oben Gesagten überein, die Beschreibung und Deutung lautet jedoch etwas different.

Key-Retzius'sche Körperchen. Ihre Anlagen bei Entenembryonen vom 21. Bebrütungstage gleichen ganz den Anlagen der Herbst'schen Körperchen. Es sind länglich-ellipsoidische Gebilde, ihre Umhüllungen haben sich noch nicht differenziert, und man sieht innerhalb einer streifigen Bindegewebshülle nichts als zahlreiche Kerne und feinkörnige Substanz (W. Krause, 1880. p. 121. Taf. V. Fig. 61 u. 62). Asp (1883) dagegen vergleicht die Anlagen mit denjenigen der Grandry'schen Körperchen (s. unten), doch fehlen die bindegewebigen Fortsetzungen im Inneren. Die centralen Zellen werden zum Innenkolben, die peripheren dagegen atrophieren teilweise und bilden ein feines Netz mit eingestreuten Kernen, den Ueberresten sternförmiger

Zellen. Nur die äußere Umhüllung ist vom Mesenchym abzuleiten: der übrige Teil des Körperchens, das als ein ellipsoidischer Zellenhaufen sich zuerst zeigt, soll ektodermatischen Ursprunges sein und sich nach der 2. Bebrütungswoche in Form von Epithelzapfen, ungefähr wie Drüsenanlagen, in die Schnabelhaut der Ente einsenken.

GRANDRY'sche Körperchen. Etwa 4—5 Tage vor dem Auskriechen, also am 23.—24. Tage der Bebrütung von Entenembryonen schnüren sich nach IZQUIERDO (1879) die GRANDRY'schen Körperchen aus Epithelzapfen ab, die in die Gipfel der Zungenpapillen sich einsenken und sekundär eine bindegewebige Umhüllung erhalten.

Wenn diese Einsenkung frühzeitiger erfolgen würde, ließe sich vermuten, die beiden Deckzellen eines GRANDRY'schen Körperchens möchten in der That, wie das centrale Nervensystem überhaupt, aus dem Ektoderm herstammen und sekundär mit Nervenfasern des Mesenchym in Berührung treten. Aber die Beobachtung ist ungenau gewesen. Bei nur wenige Tage jüngeren Embryonen sah IZQJUERDO noch keine Andeutung von GRANDRY'schen Körperchen. In Wahrheit sind letztere (W. KRAUSE, 1880. p. 121), schon beim 21-tägigen Entenembryo sowohl in der Zungenschleimhaut wie in der Schnabelhaut vollständig fertig. Sie liegen in geringer Tiefe, etwa 0,1 mm unter der Epidermis, so dicht gedrängt, daß fast nur die Kapillargefäße dazwischen Platz haben. Sie gleichen in jeder Hinsicht den GRANDRY-schen Körperchen der erwachsenen Ente, nur sind sie kleiner (W. KRAUSE, 1880. Taf. V. Fig. 52); sie haben 0,04 mm Länge auf 0,035 mm Breite, sind also etwa zwei Drittel so groß wie bei der erwachsenen Ente. Jedes Körperchen besteht aus zwei Kolbenzellen, deren Kerne sich durch ihre Größe auszeichnen, woran sie leicht zu erkennen sind. Ihre nervösen Terminalscheiben hat SCYMONOWICZ (1896, Taf. XIV. Fig. 26) mit Methylenblau am 26. Bebrütungstage dargestellt. Die früheren Stadien sind von diesem Autor jedoch verkannt worden. Auch ASP (1883) leitet die Kolbenzellen der GRANDRY-schen Körperchen am 25. Bebrütungstage bei der Ente vom Ektoderm ab.

Als Tastzellen sind irrtümlich sowohl GRANDRY'schen Körperchen in Flächenansicht, als kleinere Stücke derselben beschrieben worden, die zufällig durch tangentiale Flächenschnitte abgetragen worden waren. Hierauf hat schon ASP (1883) aufmerksam gemacht. Mit den GRANDRY-schen Körperchen zusammengeworfen wurden von manchen Autoren aufgequollene Epidermiszellen des Stratum germinativum bei Säugetieren (s. W. KRAUSE, 1880. p. 123. Taf. V. Fig. 57), sowie ähnliche Zellen in der äußeren Wurzelscheide von Haarbälgen. Der Grund des Aufquellens dieser hellen Zellen ist noch nicht sichergestellt, nur so viel ist gewiß, daß sie mit Nervenfasern nichts zu thun haben, nicht etwa Sinneszellen sind. Ueber die Entwickelung von sog. Tastzellen ist nach dem Gesagten und früheren Ausführungen (W. KRAUSE, 1880. p. 123) nichts hinzuzufügen.

Organe der Seitenlinie.

Epithelknospen.

Die in Frage kommenden Organe werden mit sehr verschiedenen Namen bezeichnet: Sinnesknospen, Organe der Seitenlinie, Seitenorgane, Endhügel, Nervenendhügel, Tastflecken, Perlorgane u. s. w..

weil die ersteren beim erwachsenen Anamnioten verschiedener Species differenten und oft weiter entwickelten Bau zeigen. Die Grundlage aber ist übereinstimmend, eine Epithelknospe (Gemma epithelialis), welche als ein epidermoidales Gebilde sich erweist.

In der Haut der Amphibien und Fische sind epidermoidale Organe sehr verbreitet, die dem Leben im Wasser angepaßt sind. Sie wurden für Organe eines sechsten Sinnes (LEYDIG, 1868) oder für Wellensinnesorgane (F. E. SCHULZE, 1870) erklärt; am einfachsten ist wohl die Annahme, daß sie, die in ihrem Bau den Geschmacksknospen außerordentlich nahestehen, eine analoge Funktion, nämlich die Uebermittelung der Empfindung von chemischen Qualitäten des Wassers besitzen (W. KRAUSE, 1876. p. 525. u. 1880. p. 125), da die Fische wenigstens für Aenderungen jener Qualität oder Beimischungen zum Wasser bekanntlich besonders empfindlich sind.

Solange keine anderen Endapparate sensibler Nerven in der Haut der Wassertiere bekannt sind, darf man den Epithelknospen auch die Funktion der Druckempfindlichkeit zuschreiben. Wie dem auch sei, so gleicht ihre Anlage sehr den Anlagen von Haaren (p. 288), welche letzteren die wesentlichen Tastorgane der Haut behaarter Säuger darstellen.

F i s c h e. Bei den Selachiern entstehen diese Anlagen zuerst am Kopf, und ihre Ausbildung schreitet caudalwärts fort (MAURER, 1892); sie entstehen als Verdickung der am tiefsten gelegenen Schicht des Ektoderm. Ist dieses einschichtig, wie bei Torpedo, so liegt die Anlage von vornherein frei und rückt erst später in die Tiefe. In der Regel aber, so bei Acanthias, Scyllium u. s. w., entstehen die Epithelknospen in zweischichtigem Epithel, und die oberflächliche Schicht der Epidermis zieht ununterbrochen über die Knospe hinweg. Die einzelnen Epithelknospen gehen aus Teilen einheitlicher Anlagen, nämlich verdickter Streifen des Ektoderm hervor.

Bei 5 cm langen Embryonen von Acanthias sind nach MAURER (1892) die ersten Anlagen der Epithelknospen im Bereich der Seiten-

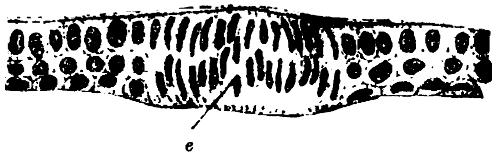


Fig. 205. Senkrechter Durchschnitt der Haut eines Embryo vom Haifisch (Acanthias vulgaris) von 5 cm Länge, aus der Gegend der Seitenlinie hinter der Brustflosse. Vergr. 250. *e* Epithelknospe, aus senkrecht gestellten Cylinderzellen bestehend. (Nach MAURER, 1892. Taf. XXV. Fig. 19.)

linie an der Brustflosse in die dreischichtige Epidermis eingelagert. Die Knospe (Fig. 205) aber besteht nur aus 2 Lagen cylindrischer Zellen, die senkrecht auf der Coriumoberfläche stehen. Es handelt sich um ziemlich lange, fast fadenförmige Zellen, deren Kerne in verschiedenen Höhen liegen, so daß trotz der 2 Lagen von Kernen das Epithel der Knospenanlage eigentlich einschichtig ist. Solche länglichen Zellen werden gewöhnlich als Stützzellen gedeutet, jedenfalls treten etwas später im Centrum der Epithelknospe dickere, birnförmige Zellen auf, die für Sinneszellen gelten (Fig. 206 *si*).

Nach und nach rückt das Gebilde mehr in die Tiefe, es bildet sich eine leichte Einsenkung im Corium, und die Epidermis beginnt

an den Rändern der Knospe dieselben zu überwölben. Auch sah MAURER am Kopfe von Acanthias kugelige, von Cylinderzellen ausgekleidete Bläschen, die Anlagen der späteren SAVI'schen Blasen.

Bei den Teleostiern treten nach MAURER (1892) die Anlagen der Epithelknospen weit früher auf als diejenigen der Schuppen. Die Knospen sitzen an der Oberfläche der Schuppe, in der Mitte oder nahe an ihrem caudalen Rande, falls sie zu den Schuppen in Beziehung treten, in die sie schließlich eingelagert zu sein pflegen. Im Corium, bedeckt von der Epithelknospe, werden Wucherungen von rundlichen Bindegewebszellen in Gruppenform angetroffen, die auch Blutgefäß enthalten. Hiernach ist das Corium bei der Bildung der Epithelknospen keineswegs unbeteiligt, wenn es auch nicht bis zur Bildung abgegrenzter morphologischer Apparate kommt.

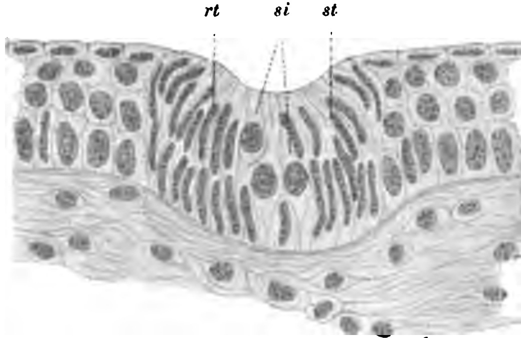


Fig. 206. Senkrechter Durchschnitt der Haut unter dem Auge eines Embryo vom Haifisch (Acanthias vulgaris) von 5 cm Länge. Vergr. 400. *rt*, *st* äußere Zellen. *si* innere Zellen. (Nach MAURER, 1892. Taf. XXVI. Fig. 22.)

Anfänglich ist noch kein Unterschied zwischen spindelförmigen oder stäbchenförmigen und mehr central gelegenen birnförmigen Epithelzellen nachweisbar, die als Stützzellen und Sinneszellen unterschieden zu werden pflegen.

Auch bei der Forelle (MAURER, 1892) werden die cylindrischen Zellen der ersten Anlage der Epithelknospe höher, cylindrisch, mit ellipsoidischen Kernen, die Epidermis ist verdickt, das Corium eingebuchtet, und über die Knospenanlage zieht eine einfache Lage abgeplatteter Zellen, Epidermiszellen hinweg (Fig. 207). Später wird die

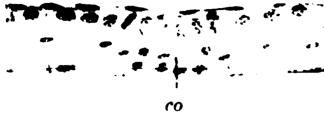


Fig. 207. Senkrecher Durchschnitt der Haut der Seitenlinie eines Embryo der Forelle (Salmo fario) kurz vor dem Ausschlüpfen. Anlage einer Epithelknospe der Seitenlinie. Vergr. 400. *co* Anhäufung von Zellen des Corium. Die oberflächlichste Zellenlage zieht kontinuierlich über die Anlage der Epithelknospe hin. (Nach MAURER, 1892. Taf. XXV. Fig. 23.)

Epidermis dreischichtig, die Knospenanlage zweischichtig; letztere reicht aber allmählich bis zur freien Oberfläche, und nach MAURER (1892) können, successive sich abspaltend, aus einer Anlage mehrere definitive Knospen hervorgehen. Auch bei den Teleostiern sind die Anlagen an verschiedenen Körperstellen verschieden ausgebildet, am weitesten voraufgehend am Kopfe.

Bei den meisten Knochenfischen werden die Epithelknospen späterhin von Kanälen in der Tiefe des Corium eingeschlossen; über die Art und Weise, wie dies zu stande kommt, vergl. unten Seitenorgane.

Amphibien. Bei Bufo vulgaris, Rana esculenta und Discoglossus pictus sah RAFFAELE (1900) als erste und gemeinschaftliche Anlage des N. lateralis und seiner Seitenorgane eine Syncytiumplatte des Ektoderm. Später differenziert sich diese Platte in Epidermis und darunter gelegene Ganglienzellen, wenigstens hält RAFFAELE diese Annahme für die wahrscheinlichste.

Von den Anlagen der Epithelknospen sind nach MAURER (1892) die der LEYDIG'schen Zellen zu unterscheiden, mit denen die ersteren gar nichts zu thun haben. Sie treten in der tiefsten Schicht der Epidermis an der ganzen Körperoberfläche als größere helle Zellen auf (Fig. 155), die anfangs noch Dotterplättchen enthalten; sie scheinen drüsiger Natur zu sein. Die Anlagen der Epithelknospen dagegen beginnen bei 7 mm langen Embryonen von Siredon nach MAURER als Zellenkomplexe in der Seitenlinie, entsprechend dem Verlauf des Ramus lateralis n. vagi. Einige Zellen der am tiefsten gelegenen Lage von Epidermiszellen werden länglich, wachsen nach außen, grenzen sich gruppenförmig von der Umgebung ab und zeigen längliche, ellipsoidische, leicht gebogene Kerne. Anfangs sind es 6—8 Zellen, die beteiligt werden, und wie bei den Teleostiern zieht die äußerste einfache Lage abgeplatteter Zellen, nämlich das Periderm, glatt darüber hinweg; erst später gelangen die Spitzen der Knospen an die freie Oberfläche; bei Triton verhält sich die Sache gerade so.

Nach MITROPHANOW (1888) würde die Anlage mancher Epithelknospen nur durch je eine von Anfang an differenzierte Sinneszelle und Stützzelle gebildet, nach MAURER würden solche einfachere Anlagen vorkommen, aber diese Zellenarten ursprünglich nicht differenziert sein.

Bei einigen Urodelen kommt es nach MALBRANC (1875) u. a. noch beim erwachsenen Tiere (Triton, Salamandrina u. s. w.) zur Anlage neuer Epithelknospen, was MAURER für Triton und Amblystoma bestätigen konnte. Bei Triton kommt es auch zur Entwickelung von Coriumpapillen im Centrum der Epithelknospe. Am Kopfe von Triton cristatus sitzen letztere nach der Metamorphose stets dem Gipfel einer Hautwarze auf, bei Triton alpestris, der glatte Haut hat, ist dies nicht der Fall; stets aber bilden die Epidermisknospen keine Hervorragungen, sondern sind in die Tiefe gerückt. Dies geht Hand in Hand mit dem Uebergange vom Leben im Wasser zu dem auf dem Lande. Letzteres gilt außer für Salamandrina, Triton und Amblystoma, während bei Salamandra sich nach der Metamorphose keine Epithelknospen der Haut finden lassen, auch für Perennibranchiaten, nach MAURER für Menopoma, Menobranchus und Cryptobranchus. Diese sekundäre Tieflagerung wäre aber ganz verschieden von der Tieflagerung der Epithelknospen bei den Fischen, und es soll erstere während des Landlebens erworben sein.

Seitenorgane.

Fische. Nicht alle Fische besitzen Kanäle in der Seitenlinie, die man als Seitenkanalsystem zusammenzufassen und als Sinnesorgane, nämlich als Apparate eines sechsten Sinnes zu deuten pflegte. F. E.

Schulze (1870) hat hingegen die Benennung Seitenorgane und Seitenorgansystem eingeführt, weil es im wesentlichen sich gleich bleibt, ob die betreffenden Organe frei ins Wasser hinausragen oder sich auf dem Grunde röhrenförmiger Kanäle, wie es bei manchen Fischen der Fall ist, befinden. Unter allen Umständen werden diese Seitenorgane vom R. lateralis n. vagi mit zahlreichen Nervenfasern versorgt. Sie stehen zwar gewöhnlich in einer Reihe, dem Verlaufe des genannten Ramus folgend, aber es kommt auch vor (bei Gobius minutus), daß sie zu kleinen Gruppen von 3–5 in Querreihen stehen, die senkrecht zur Achse des genannten Ramus in craniocaudaler Richtung aufeinander folgen. Außerdem giebt es ganz ähnliche Bildungen am Kopfe z. B. beim Stichling (Gastrosteus aculeatus), wo sie vom N. trigeminus versorgt werden.

Die Seitenorgane bestehen aus einer hügelförmigen Erhebung des Epithels, deren Basis nur etwa 0,1 mm Durchmesser beim erwachsenen Fische hat. Die Entwickelung ist von F. E. Schulze (1870) namentlich an der Schwanzwurzel junger Schollen (Platessa vulgaris) studiert worden. Bei Tieren unter 15 mm Länge liegen die Seitenorgane als eine lange Reihe von Hügeln ganz frei. An Tieren von 20—30 mm Länge bemerkt man neben solchem Hügel ein Paar längliche, schmale, lippenartige Hautfalten, welche sich parallel den Flossenstrahlen erheben und über dem Seitenorgan sich mit ihren freien konvexen Rändern zusammenneigen. Diese Falten verschmelzen zunächst in der Mitte ihrer Länge, so daß sie nur eine vordere und eine hintere Zugangsöffnung zu dem hügelförmigen Seitenorgane freilassen.

Der mikroskopische Bau der Seitenorgane ist zu dieser Zeit ein ziemlich einfacher. Die Seitenfläche des Hügels wird von großen flachen Epidermiszellen des Stratum corneum bedeckt. Im Mittelteil des Hügels dagegen befindet sich eine Gruppe von Cylinderzellen, die sich nach außen etwas verjüngen und zufolge eines Vergleiches von F. E. Schulze nach Art der Scheiter eines Kohlenmeilers sich nach dem Centrum des Hügels zusammenneigen; an ihrer Basis befindet sich der rundliche Kern. Die Anzahl der Cylinderzellen beträgt je nach der Größe des Hügels 10–40. Auf ihren freien Enden sitzt je ein gerades starres Haar, das unbeweglich und etwa 0,014 mm lang ist. Indessen bleibt eine Randzone des Hügels frei von diesen Haaren, und ebendaselbst entspringt nach F. E. Schulze eine helle, zarte Röhre, welche, die Haare umschließend, in das Wasser hineinragt und an ihrem äußeren Ende quer abgestutzt und offen aufhört. Die Röhre ist ca. 0,1 mm lang und besteht aus einer glashellen, strukturlosen Membran. Der Querschnitt der Röhre ist öfters oval und auch sonst kommen manche Verschiedenheiten vor.

Nach Analogie mit den Seitenorganen erwachsener Fische (Kaulbarsch u. s. w.) glaubte F. E. Schulze (1870), daß haartragende Zellen auch bei den hügelförmigen Seitenorganen junger Fische mit den späteren doppeltkonturierten Nervenfasern in Verbindung treten.

Amphibien. Auch bei Larven von Urodelen und Batrachiern (Triton taeniatus, Bombinator igneus, Rana temporaria) hat F. E. Schulze (1870) Seitenorgane entdeckt, die in ihrer Verbreitung und ihrem Bau vollständig denjenigen der jungen Fische sich anschließen. Nur sind die starren Haare in geringerer Zahl, wenigstens im Anfange, vorhanden. Leydig (1868) sah diese Seitenorgane auch bei Larven von

Salamandra maculosa, sowie F. E. SCHULZE später bei solchen von Rana esculenta, Bufo cinereus, Pelobates fuscus und Hyla arborea.

LEYDIG (1876) fand nämlich im gallertigen Bindegewebe des Schwanzes von Salamandra maculosa etwa 12 geschlossene Bläschen, deren Zugehörigkeit zu den Seitenorganen jedoch zweifelhaft ist. Sie erhalten je eine zu dem kugeligen, von einer Bindegewebshülle umschlossenen Körperchen, das LEYDIG mit einem Endkolben der Conjunctiva vergleicht, herantretende Nervenfaser. Der Inhalt des Bläschens besteht aus Epithelzellen, im Centrum sitzt eine körnige kugelige Masse, die einer Ganglienzelle ähnlich ist.

Im vorstehenden Abschnitt sind einige Kontroverspunkte besprochen, die hier der Uebersichtlichkeit wegen zusammengestellt werden. Es handelt sich um das Periderm, die Keratisation und Onychisation, die Homologie von Feder und Haar, die radiäre Anordnung des Haarbalgquerschnittes, die Entstehung der Schweißdrüsen in Primärfurchen von Fingern und Zehen, die Auffassung des Nagels als eines Stratum lucidum des Nagelbettes. — Die Litteraturübersicht reicht bis zum 1. Oktober 1902.

Litteratur

Aeby, C. *Die Herkunft des Pigments im Epithel. Medizin. Centralbl. No. 16. p. 273.* ***1885.***

Allis, E. Phelps jun., *The anatomy and development of the lateral line system in Amia calva. Journ. of Morphology. Vol. II. p. 463—568. Mit 13 Taf.* ***1889.***

Ancel, P. *Recherches sur le développement des glandes cutanées de la salamandre terrestre. Compt. rend. de la Société de biologie. T. LII. No. 35. p. 959—961.* ***1900.***

— *A propos de l'origine des glandes cutanées de la salamandre. Ibidem No. 38. p. 1059—1060.* ***1900*.***

Ancel, P. *Etude du développement des glandes de la peau des Batraciens et en particulier de la Salamandre terrestre. Archives italiennes de biolog. T. XVIII. F. 2. p. 258—289. Avec 2 pl.* ***1901.***

— *Sur l'origine des glandes cutanées de la Salamandre. Bibliog. anat. Suppl. p. 42 —44.* ***1901.***

Apolant, H. *Ueber den Verhornungsprozeſs. Arch. f. Anat. Physiol. Abt. H. 1—2. p. 183—184.* ***1901.***

— *Ueber den Verhornungsprozeſs. Arch. mikr. Anat. Bd. LVII. H. 4. p. 766—798. Mit 2 Taf.* ***1901*.***

Asp, G. *Bidrag till läran om nervänendorganens utvekling. Nordisk medicinskt Arkiv. Bd. XV. No. 23.* ***1883.***

— *Zur Lehre über die Bildung der Nervenendigungen. Mitteil. aus dem embryolog. Inst. d. Univers. Wien. H. 1. p. 1—16. Mit 1 Taf.* ***1883*.***

Aubertin G. *Das Vorkommen von Kolbenhaaren und die Veränderungen derselben beim Haarwiederersatz. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVII. p. 472—500. Mit 2 Taf.* ***1896.***

Barfurth, D. *Zur Entwickelung der Milchdrüse. Inaug.-Diss. 8. Bonn.* ***1882.***

Basch, K. *Beiträge zur Kenntnis des menschlichen Milchapparates. Arch. f. Gynäkol. Bd. XLIV. H. 1. p. 15—44. Mit 2 Taf. u. 10 Holzschn.* ***1893.***

Beard, J. *The nature of the teeth of the Marsipobranch fishes. Zoolog. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. III. p. 727—752.* ***1889.***

Behn. *Studien über die Verhornung der menschlichen Haut. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIX. H. 4. p. 581—595.* ***1892.***

Bisiadecki, A. *Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Leipzig. Bd. I. p. 616.* ***1871.***

Blaschko, A. *Beiträge zur Anatomie der Oberhaut. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXX. p. 495—528. Mit 2 Taf.* ***1887.***

— *Ueber den Verhornungsprozeſs. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiolog. Abt. H. 3 u. 4. p. 366—367. H. 5 u. 6. p. 538—539.* ***1889.***

Boas, J. E. V. *Zur Morphologie der Wirbeltierkralle. Morphol. Jahrb. Bd. XXIII. p. 281—311. Mit 3 Taf.* ***1895.***

Bonnet, R. *Haarspiralen und Haarspindeln. Morpholog. Jahrb. Bd. XI. p. 221—228. Mit 1 Taf.* **1886.**
— *Die Mammarorgane im Lichte der Ontogenie und Phylogenie. Ergebnisse Anat. Entwickelungsgesch. Bd. II. p. 604—658.* **1892.** *Bd. VII. p. 937—976. Mit 8 Holzschn.* **1898.**
Borlotti, Emma. *Rudimenti di corazza cutanea indicati da pieghi della pelle in alcuni embrioni di Mammiferi. Ricerche del laboratorio di anatomia di Roma. Vol. V. p. 275.* **1896.**
Bowen, J. T. *The epitrichial layer of the human Epidermis. Anat. Anz. Jahrg. IV. No. 13. p. 412—416. No. 14. p. 441—450. With 5 figs.* **1889.**
Bowlby, A. A. *Development of the mamma. British medic. Journal.* **1883.**
Brandt, A. *Ueber borstenartige Gebilde bei einem Hai und eine mutmaſsliche Homologie der Haare und Zähne. Biolog. Centralbl. Bd. XVIII. p. 257—272.* **1898.**
— *Zur Phylogenie der Säugetierhaare. Biolog. Centralbl. Bd. XX. No. 17. p. 572—592. Mit 1 Holzschn.* **1900.**
Bresslau, E. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Mammarorgane bei den Beuteltieren. Zeitschr. f. Morphol. und Anthrop. Bd. IV. H. 2. p. 261—317. Mit 2 Taf. und 14 Fig.* **1902.**
— *Weitere Untersuchungen über Antogenie und Phylogenie des Mammarapparates der Säugetiere. I. Die Bedeutung der Milchlinie. Anat. Anz. Bd. XXI. No. 6 und 7. p. 178—189. Mit 4 Fig.* **1902.**
Brooke. *Beitrag zur Lehre über die Genese der Horngebilde. Mitteil. aus dem embryolog. Inst. in Wien. Bd. II. p. 159—168. Mit 1 Taf.* **1883.**
Brunn, A. v. *Haut (Integumentum commune). v. Bardeleben's Handb. d. Anat. d. Menschen. Jena. Bd. V. Abt. 1. p. 1—109. Mit 117 Fig.* **1897.**
Bugnion, E. *Recherches sur les organes sensitifs, qui se trouvent dans l'épiderme du protée et de l'axolotl. Bulletin de la Société Vaudoise des sciences naturelles. T. XII. p. 259—316. Avec 6 pl.* **1873.**
Burkhardt, G. *Ueber embryonale Hypermastie und Hyperthelie. Anat. Hefte. Bd. VIII. p. 525. Mit 2 Taf.* **1897.**
Burmeister, H. *System der Pterylographie von Nitsch, nach dessen Untersuchungen verfaſst. Halle. p. 6.* **1840.**
Buzzi, F. *Keratohyalin und Eleïdin. Monatshefte f. prakt. Dermatologie. Bd. VII. No. 16. p. 761—762.* **1888.**
— *Keratohyalin und Eleïdin. Monatshefte f. prakt. Dermatologie. Bd. VIII. No. 1. p. 1—12. No. 4. p. 149—163. Mit 1 Taf.* **1889.**
— *Monatshefte f. prakt. Dermatologie. Bd. XXIII. p. 53—56.* **1896.**
Caldwell, W. H. *The Embryology of Monotremata and Marsupialia. Philosophical Transactions. Vol. CLXXVIII.* **1887.**
Calef, A. *Studio istologico e morfologico di un' appendice epiteliale del pelo nella pelle del Mus decumanus var. albina e del Sus scropha. Anat. Anz. Bd. XVII. No. 24 u. 25. p. 509—517. Con 4 fig.* **1900.**
Coggi, A. *Sulle ampolle del Lorenzini. Monit. Zool. ital. Anno XI. Suppl. p. 43—44.* **1900.**
Cooper, A. *On the Anatomy of the Breast. 4. London.* **1840.**
Creighton, C. *On the development of the mamma and of the mammary function. Journ. Anat. and Physiol. Vol. XI. p. 1. Mit 1 Taf.* **1876.**
Curtis, F. *Le développement de la mamelle et du mamelon. Revue biologique du Nord de la France.* **1889.**
— *Sur le développement de l'ongle chez le foetus humain. Bulletin médic. du Nord de la France. T. XXVIII. p. 337.* **1889.**
— *Sur le développement de l'ongle chez le foetus humain. Journal de l'anatomie. p. 125—186. Avec 2 pl.* **1889*.**
Cuvier, F. *Observations sur la structure et le développement des plumes. Mémoires du Muséum d'histoire naturelle. T. XIII. p. 327—371.* **1825.**
Davies, H. R. *Die Entwickelung der Feder und ihre Beziehungen zu anderen Integumentgebilden. Morpholog. Jahrb. Bd. XV. p. 560—645. Mit 4 Taf.* **1889.**
Donders, F. C. *Untersuchungen über die Entwickelung und den Wechsel der Cilien. Arch. f. Ophthalmologie. Bd. IV. Abt. I. p. 286. Mit 1 Taf.* **1858.**
Eberth, C. T. *Zur Entwickelung der Gewebe im Schwanze der Froschlarven. Arch. f. mikr. Anat. Bd. II. p. 497. Mit 2 Taf.* **1866.**
Eble, B. *Die Lehre von den Haaren. Wien. Bd. II. p. 70.* **1831.**
Ebner, V. v. *Ueber das Wachstum und den Wechsel der Haare. Mitteil. d. Vereins d. Aerzte in Steiermark.* **1875—76.**
— *Mikroskopische Studien über Wachstum und Wechsel der Haare. Sitzungsber. d. K. Akademie d. Wissensch. zu Wien. Bd. LXXIV. Abt. 3. No. 19. p. 136—137.* **1876.**

Eggeling. *Ueber die Stellung der Milchdrüsen zu den übrigen Hautdrüsen. Jenaische Denkschriften. Bd. VII. p. 79—104. Mit 1 Taf.* ***1899.***
— *Ueber die Hautdrüsen der Monotremen. Anat. Anz. Ergänzungsheft. Bd. XVIII. p. 29.* ***1900.***
Emery, C. *Ueber die Verhältnisse der Säugetierhaare zu schuppenartigen Hautgebilden. Anat. Anz. Bd. VIII. p. 731—738.* ***1893.***
Engel, J. *Die Entwickelung der menschlichen Hand. Sitzungsberichte d. K. Akad. d. Wissensch. zu Wien. Math.-naturw. Kl. Bd. XX. p. 9. Mit 2 Taf.* ***1856.***
— *Ueber Stellung und Entwickelung der Federn. Ebendas. Novbr.* ***1856.***
Engelmann, W. *Die Hautdrüsen des Frosches. Pflüger's Archiv. Bd. V. p. 500—512.* ***1872.***
Ernst, P. *Ueber die Beziehungen des Keratohyalins zum Hyalin. Arch. f. pathol. Anat. Bd. CXXX. H. 2. p. 279—296.* ***1892.***
Eschricht, D. F. *Ueber die Richtung der Haare am menschlichen Körper. Arch. f. Anat.* ***1837.***
Feiertag, F. *Ueber die Bildung der Haare. Inaug.-Diss. Dorpat.* ***1875.***
Ficalbi, E. *Sulla architectura istologica di alcuni peli degli uccelli con considerazioni sulla filogenia dei peli et delle penne. Atti della Società Toscana d. scienze naturali. Vol. XI.* ***1891.***
Frickenhaus, A. *Zur Technik der Eleïdindarstellung. Monatshefte f. praktische Dermatologie. Bd. XXIII. H. 2. p. 57—66.* ***1896.***
Fritsch, G. *Ueber Bau und Bedeutung des Kanalsystems unter der Haut der Selachier. Sitzungsberichte d. K. preuſs. Akademie d. Wissensch. zu Berlin. Bd. VIII. 34 pp. Mit 4 Holzschn.* ***1888.***
Gadow, H. *Trichobatrachus. Anat. Anz. Bd. XVIII. p. 588—589.* ***1900.***
Garcia, S. A. *Beiträge zur Kenntnis des Haarwechsels bei menschlichen Embryonen und Neugeborenen. Schwalbe's morphol. Arbeiten. Bd. I. p. 136—206. Mit 4 Taf.* ***1892.***
Gardiner, E. G. *Beiträge zur Kenntnis des Vogelschnabels und der Bildung des Epitrichiums. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIV. p. 289—338. Mit 2 Taf.* ***1884.***
— *Beiträge zur Kenntnis des Epitrichiums und der Bildung des Vogelschnabels. Philos. Inaug.-Diss. Leipzig. 50. pp. Mit 2 Taf.* ***1884.***
Gegenbaur, C. *Bemerkungen über die Milchdrüsenpapillen der Säugetiere. Jenaische Zeitschr. f. Medizin u. Naturwissensch. Bd. VII. p. 204—207.* ***1872.***
— *Grundriſs der vergleichenden Antomie. Leipzig. p. 421.* ***1874.***
— *Zur genaueren Kenntnis der Zitzen der Säugetiere. Morphol. Jahrb. Bd. I. p. 266—281. Mit 1 Taf.* ***1875.***
— *Zur Morphologie des Nagels. Morpholog. Jahrb. Bd. X. p. 465.* ***1885.***
— *Zur Kenntnis der Mammarorgane der Monotremen. 4. Leipzig. 39 pp. Mit 1 Taf. u. 4 Holzschn.* ***1886.***
— *Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Bd. II. p. 519—521.* ***1890.***
— *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig. Bd. I. p. 114.* ***1898.***
Gerlach, J. *Handbuch der Gewebelehre. 2. Aufl. p. 465.* ***1854.***
Giovannini, S. *Ueber die normale Entwickelung und über einige Veränderungen der menschlichen Haare. Vierteljahrsschr. f. Dermatologie u. Syphilis. Bd. XIV. H. 4. p. 1049—1075. Mit 1 Taf.* ***1887.***
— *Tavole istologische rappresentanti le alterazioni dei follicoli nella depilazione e del modo di generarsi dei peli nuovi. Bologna* ***1889.***
— *De la régénération des poils après l'épilation. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXVI. p. 528—564. Mit 4 Taf.* ***1890.***
— *Delle alterazioni dei follicoli nella depilazione e del modo di generarsi dei peli nuovi. Giornale della R. Academia di medicina di Torino. p. 338.* ***1890*.***
Goette, A. *Zur Morphologie der Haare. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IV. p. 273—322. Mit 2 Taf.* ***1868.***
Göldi, E. A. *Hufförmige Verbreiterungen an den Krallen von Krokodilembryonen. Zool. Anz. Bd. XXIII. No. 610. p. 149—150.* ***1900.***
Göppert, E. *Zur Phylogenie der Wirbeltierkralle. Morphol. Jahrb. Bd. XXV. p. 1—29. Mit 19 Holzschn.* ***1898.***
Gould. *Monograph of the Macropodidae or Family of Kangaroos. London* ***1841.***
Grefberg, W. *Die Haut- und deren Drüsen in ihrer Entwickelung. Mitteil. aus dem embryolog. Institut der Univers. Wien. Bd. II. H. 3. p. 187—194.* ***1883.***
Grosse, H. *Ueber Keratohyalin und Eleïdin und ihre Beziehungen zum Verhornungsprozesse. Inaug.-Diss. Königsberg i. Pr. 55. pp.* ***1892.***
Guldberg, G. A. *Ueber die Nagelmatrix und die Verhornung des Nagels. Monatshefte f. prakt. Dermatologie. Bd. IV.* ***1885.***
— *Neue Untersuchungen über die Rudimente von Hinterflossen und die*

Milchdrüsenanlage bei jungen Delphinembryonen. Intern. Monatsschr. Anat. u. Phys. Bd. XVI. H. 11 u. 12. p. 301—322. Mit 1 Taf. u. 8 Holzschn. **1899.**

Haase, A. *Haftorgane der Geckotiden. Arch. f. Naturgesch. Bd. LXVI. p. 321—346. Mit 2 Taf.* **1900.**

Hamburger, Clara. *Studien zur Entwickelung der Mammarorgane. I. Die Zitze von Pferd und Esel. Anat. Anz. Bd. XVIII. No. 1. p. 16—26. Mit 9 Fig.* **1900.**

Harrison, R. G. *Ueber die Histogenese des peripheren Nervensystems bei Salmo sala. Arch. mikr. Anat. Bd. LVII. H. 2. p. 354—444.* **1898.**

— *Growth and Regeneration of the Tail of the Frog-Larva. Bull. J. Hopkins Hospit. Vol. X. No. 103. p. 173—198.* **1899.**

Harting, *Recherches micrométriques sur le développement des tissus et des organes du corps humain. Utrecht* **1845.**

Hausmann, W. *Ueber Bau, Wachstum und Entwickelung der Krallen der Säugetiere, vorzüglich bei Talpa europaea und Dasypus novemcinctus. Phil. Inaug.-Diss. 8. Leipzig. 77 pp. Mit 1 Taf.* **1898.**

Heidenhain, R. *Physiologie der Absonderungsvorgänge. Handb. d. Physiol. von Hermann. Leipzig. Bd. V.* **1880.**

Henle, J. *Allgemeine Anatomie. Leipzig. p. 275.* **1841.**

— *Das Wachstum des menschlichen Nagels und des Pferdehufes. Abhandl. d. K. Gesellsch. d. Wissensch. zu Göttingen. Physik. Kl. Bd. XXXI. p. 3—48. Mit 5 Taf.* **1884**

Henle. J., u. v. Kölliker, A. *Ueber die Pacini'schen Körperschen. Mit 3 Taf. Zürich* **1844.**

Henneberg, O. *Die erste Entwickelung der Mammarorgane bei der Ratte. Anat. Hefte. Bd. XIII. H. 1. p. 1—65. Mit 2 Taf.* **1899.**

Hensen, V. *Ueber die Entwickelung der Gewebe im Schwanz der Froschlarve. Arch. f. pathol. Anat. Bd. XXXI. H. 1 p. 51. Mit 2 Taf.* **1864.**

— *Zur Entwickelung des Nervensystems. Arch. f. pathol. Anat. Bd. XXX. H. 1 u. 2. p. 176. Mit 1 Taf.* **1864*.**

— *Ueber die Nerven im Schwanz der Froschlarven. Arch. mikr. Anat. Bd. IV. H. 2. p. 111. Mit 2 Taf.* **1868.**

— *Beitrag zur Morphologie der äufseren Körperformen und des Gehirnes. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. H. 1. p. 1—8. Mit 1 Taf.* **1877.**

Herbst. *Die Pacinischen Körperchen. Göttingen* **1848.**

Hesse, F. *Zur Kenntnis der Hautdrüsen und ihrer Muskeln. Zeitschr. f. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. II. p. 285—286.* **1876.**

Heynold, H. *Beitrag zur Histiologie und Genese des Nagels. Arch. f. pathol. Anat. Bd. LXV. H. 2. p. 270—272. Mit 1 Taf.* **1875.**

Hirschland, L. *Beiträge zur ersten Entwickelung der Mammarorgane beim Menschen. Anat. Hefte. Bd. XI. p. 223—240. Mit 2 Taf.* **1898.**

— *Beiträge zur ersten Entwickelung d. Mammarorgane. Inaug.-Diss. Giefsen. 22 pp.* **1898*.**

Holland. *Pterologische Untersuchungen. Journal f. Ornithologie. Jahrg. XII.* **1864.**

Hörschelmann, E. *Anatom. Untersuchungen über die Schweifsdrüsen. 8. Inaug.-Diss. Dorpat. 83 pp. Mit. 1 Taf.* **1875.**

Huss, M. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Milchdrüsen beim Menschen und bei Wiederkäuern. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. VII. p. 176—203. Mit 2 Taf.* **1872.**

Jarisch. *Ueber die Anatomie und Entwickelung des Oberhautpigments beim Frosch. Arch. f. Dermat. u. Syphilis. Bd. XXIII. p. 559—590. Mit 1 Taf.* **1891.**

— *Zur Anatomie und Herkunft des Oberhaut- und Haarpigments beim Menschen und den Säugetieren. Arch. f. Dermatologie und Syphilis. Bd. XXIII. Ergänzungsheft. p. 35—55. Mit 1 Taf.* **1891*.**

Jeffries. *The Epidermal System of Birds. Proceedings of the Boston Society of natural history. Vol. XXII.* **1883.**

Izquierdo, V. *Beiträge zur Kenntnis der Endigung der sensiblen Nerven. 80 pp. Mit 3 Taf. Strafsburg* **1879.**

Kallius, E. *Ein Fall von Milchleiste bei einem menschlichen Embryo. Anatom. Hefte. Bd. VIII. H. 1. p. 153—164. Mit 1 Taf.* **1897.**

Keibel, F. *Ontogenie und Phylogenie von Haar und Feder. Ergebnisse d. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. V. p. 619—719. Mit 73 Fig.* **1895.**

Kerbert, C. *Ueber die Haut der Reptilien und anderer Wirbeltiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII. p. 204—262. Mit 3 Taf.* **1877.**

— *Dasselbe. Inaug.-Diss. 8. Bonn. Mit 3 Taf.* **1877*.**

Klaatsch, H. *Zur Morphologie der Säugetierzitzen. Morphol. Jahrb. Bd. IX. p. 253—324. Mit 5 Taf.* **1884.**

Klaatsch, H. *Ueber die Beziehungen zwischen Mammartasche und Marsupium. Morphol. Jahrb. Bd. XVII. p. 483—488.* **1891.**
— *Ueber die Mammartaschen bei erwachsenen Huftieren. Morphol. Jahrb. Bd. XVIII. p. 349—372.* **1892.**
— *Ueber Marsupialrudimente bei Placentaliern. Morphol. Jahrb. Bd. XX. p. 276—288. Mit 2 Holzschn.* **1893.**
— *Neues über Mammartaschen. Morphol. Jahrb. Bd. XX. p. 112.* **1893*.**
— *Ueber die Bedeutung der Hautsinnesorgane für die Ausschaltung der Skleroblasten aus dem Ektoderm. Anat. Anz. Bd. X. Ergänzungsheft. p. 122—134. Mit 7 Fig.* **1895.**
— *Semon's zoologische Forschungsreisen. Bd. II. p. 157—158. Mit 2 Taf. u. 2 Holzschn. (Monotremen).* **1895*.**
— *Ueber die Mammartaschen und das Marsupium von Echidna. Anat. Anz. Bd. X. Suppl. p. 145—147.* **1895†.**
Klee, R. *Hallesche Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. LIX. p. 110—155. Mit 1 Taf.* **1886.**
Kodis, F. *Epithel und Wanderzelle in der Haut des Froschlarvenschwanzes. Arch. f. Anatomie und Physiologie. Physiol. Abt. Supplheft. p. 1—40. Mit 4 Taf.* **1889.**
Kölliker, A. v. *Annal. des sc. nat. p. 102. Mit 2 Taf.* **1846.**
— *Zur Entwickelungsgeschichte der äußeren Haut. Zeitschr. wissensch. Zool. Bd. I. p. 57.* **1848.** *Bd. II. p. 67.* **1849.**
— *Mikroskopische Anatomie. Bd. IIa. p. 133—141.* **1850.**
— *Sitzungsberichte d. physikal.-medizin. Gesellsch. zu Würzburg. Würzb. naturhist. Zeitschr. Bd. I p. 1.* **1860.**
— *Handbuch der Gewebelehre. 5. Aufl. Leipzig.* **1865.**
— *Stiftchenzellen in der Epidermis von Froschlarven. Zoolog. Anz. No. 200. p. 439—441.* **1885.**
— *Histologische Studien an Batrachierlarven. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. XLIII. p. 1—40. Mit 2 Taf.* **1886.**
— *Ueber die Entstehung des Pigmentes in den Oberhautgebilden. Sitzungsber. d. Würzb. physik.-med. Gesellsch. No. 5. p. 68—72.* **1887.**
— *Woher stammt das Pigment in den Epidermisgebilden? Anat. Anz. Bd. II. No. 15. p. 483—486.* **1887*.**
— *Ueber die Entstehung des Pigmentes in den Oberhautgebilden. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XLV. p. 713—720. Mit 2 Taf.* **1887†.**
— *Ueber die Entwickelung der Nägel. Sitzungsber. d. Würzb. physikal.-med. Gesellsch. zu Würzburg. No. 4. p. 53—59.* **1888.**
— *Die Entwickelung des menschlichen Nagels. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XLVII. p. 129—154. Mit 3 Taf.* **1888*.**
— *Handbuch der Gewebelehre. 6. Aufl. Bd. I. Leipzig* **1889.**
Kohlrausch, O. *Ueber innere Wurzelscheide und Epithelium des Haares. Arch. f. Anat. u. Physiol. p. 300—313. Mit 1 Taf.* **1846.**
Krause, C. *Artikel Haut. Wagner's Handwörterb. d. Physiol. Bd. III. p. 108—186.* **1844.**
Krause, W. *Die terminalen Körperchen der einfach sensiblen Nerven. Hannover* **1860.**
— *Die motorischen Endplatten der quergestreiften Muskelfasern. Hannover. p. 90.* **1869.**
— *Handbuch der menschlichen Anatomie. Bd. I. p. 109.* **1876.**
— *Handbuch der menschlichen Anatomie. Hannover. Bd. II. p. 305.* **1879.**
— *Die Nervenendigung innerhalb der terminalen Körperchen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIX. H. 1. p. 53—136. Mit 3 Taf.* **1880.**
— *Nachträge zur allgemeinen und mikroskop. Anatomie. Hannover* **1881.**
— *Die Retina. Internation. Monatsschrift f. Anatomie und Physiologie. Bd. V. p. 144. Taf. XIII.* **1888.**
Kromayer, E. *Einige epitheliale Gebilde in neuer Auffassung. Beiträge zur Pigmentfrage. Dermatolog. Zeitschr. Bd. V. p. 335—400. Mit 3 Taf.* **1897.**
— *Was sind die Ernst'schen Keratingranula. Centralbl. f. allg. Pathologie. Bd. IX. p. 430—431.* **1898.**
— *Nochmals die Keratingranula. Centralbl. f. allg. Pathol. Bd. IX. p. 745.* **1898*.**
— *Die Parenchymhaut und ihre Erkrankungen. Arch. f. Entwickelungs-Mech. Bd. VII. p. 299.* **1899.**
Ksjunin, P. *Zur Frage über die Nervenendigungen in den Tast- oder Sinneshaaren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LIV. H. 4. p. 403—420. Mit 2 Taf.* **1898.**
Ksunine, P. *Sur la terminaison des nerfs dans les poils du tact. Archives russes de pathologie. T. VII. No. 5. p. 514.* **1898.**
Kükenthal, W. *Vergleichend-anatomische und entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen an Waltieren. T. II. Denkschriften d. mediz.-naturwiss. Gesellsch. zu Jena. Bd. III. H. 1. Mit 12 Taf. u. 115 Holzschn.* **1889.**

Kükenthal, W. *Dasselbe. Ebendas. Bd. III. H. 2.* **1893.**
— *Ueber Rudimente von Hinterflossen bei Embryonen von Walen. Anat. Anz. Bd. X. p. 534—536.* **1895.**
Kundsin, L. *Ueber die Entwickelung des Hornhufes bei einigen Ungulaten. Inaug.-Diss. 8. Dorpat. 76. pp. Mit 2 Taf. (Pferd, Rind, Schaf).* **1882.**
— *Entwickelung des Hufes. Koch's Encyklopädie der gesamten Tierheilkunde. 8. Wien u. Leipzig. Bd. IV. p. 562—564. Taf. XXVIII u. XXIX.* **1887.**
Langer, C. *Ueber den Haarwechsel bei Tieren und Menschen. Denkschr. d. K. Akademie d. Wissensch. zu Wien.* **1849.**
— *Ueber den Bau und die Entwickelung der Milchdrüse bei beiden Geschlechtern. Denkschriften d. K. Akademie der Wissensch. zu Wien. Bd. III. Lief. 2.* **1850.**
Langerhans, P. *Ueber die Haut von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. IX. p. 745—752. Mit 1 Taf.* **1873.**
— *Zur Anatomie des Amphioxus. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XII. p. 302. Taf. XII. Fig. 11.* **1875.**
Laurent, H. *Ueber eine neue Färbemethode mit neutraler Eosin-Methylenblaumischung. Centralbl. f. allgemeine Pathologie. Bd. XI. No. 3 u. 4. p. 86—87.* **1900.**
Lazansky, L. *Zur Keratohyalinfrage. Deutsche med. Wochenschr. Jahrg. XV. No. 33. p. 683.* **1889.**
— *Zur Keratohyalinfrage. Prager Vierteljahresschr. Bd. XI. Heft 2 u. 3. p. 187—235.* **1890.**
Leboucq, H. *Ueber Nagelrudimente in der fötalen Flosse der Cetaceen und Sirenier. Anat. Anz. Jahrg. IV. p. 190—192. Mit 2 Holzschn.* **1889.**
Lendenfeld, R. v. *Zur Brutpflege von Echidna. Zool. Anz. Jahrg. IX. p. 9—10.* **1886.**
Leydig, F. *Ueber die Schleimkanäle der Knochenfische. Arch. f. Anat. und Phys. p. 170.* **1850.**
— *Ueber den Schwanzstachel des Löwen. Arch. f. Anat. u. Phys. p. 820—824. Mit Taf. XIX.* **1860.**
— *Ueber Organe eines sechsten Sinnes. Nova Acta Academiae Leopoldino-Carolinae naturae curiosorum. Bd. XXXIV. p. 46.* **1868.**
— *Zur Kenntnis der Sinnesorgane der Schlangen. Arch. mikr. Anat. Bd. VIII. p. 317—357. Mit 2 Taf.* **1872.**
— *Ueber die allgemeinen Bedeckungen der Reptilien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IX. p. 753—794. Mit 1 Taf.* **1873.**
— *Ueber die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. p. 119—242.* **1875.**
— *Ueber die Schwanzflosse, Tastkörperchen und Endorgane der Nerven bei Batrachiern. Arch. mikr. Anat. Bd. XII. p. 523.* **1876.**
— *Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Tiere. Bonn. 174 p. Mit 8 Taf.* **1883.**
— *Stiftchenzellen in der Oberhaut von Batrachierlarven. Zool. Anz. No. 212. p. 749—751.* **1885.**
— *Besteht eine Beziehung zwischen Hautsinnesorganen und Haaren? Biol. Centralbl. Bd. XIII. p. 359—375.* **1893.**
Liepmann, P. *Ueber das Vorkommen von Talgdrüsen im Lippenrot des Menschen. Inaug.-Diss. 8. Königsberg i. Pr. 36 pp.* **1900.**
Loeb, L. *Ueber Transplantation von weißer Haut auf einen Defekt in schwarzer Haut und umgekehrt am Ohr des Meerschweinchens. Arch. f. Entwickelungsmechanik der Organismen. Bd. VI. p. 1. Mit 3 Taf. u. 2 Fig.* **1897.**
— *Ueber Regeneration des Epithels. Arch. f. Entwickelungsmechanik der Organismen. Bd. VI. p. 326.* **1898.**
— *Transplantation of Skin and the Origin of Pigment. Medicine, a monthly Journal of Medicine and Surgery. Vol. IV. No. 3.* **1899.**
Lwoff, B. *Beiträge zur Histologie des Haares, der Borste, des Stachels u. d. Feder. Bulletin de la Société impériale des naturalistes de Moscou.* **1884.**
— *Dasselbe, Zeitschr. f. Naturwissenschaften. Halle. Bd. LIX.* **1886.**
Malbranc. *Bemerkung über die Sinnesorgane der Seitenlinie bei Amphibien. Centralbl. f. d. mediz. Wissensch. No. 1. p. 5.* **1875.**
Malkmus. *Die rudimentäre Beuteltasche des Schafes. Inaug.-Diss. 8. Erlangen.* **1887.**
Malpighii. *Opera posthuma. Londini. p. 96—97.* **1697.**
Marks, P. *Untersuchungen über die Entwickelung der Haut, insbesondere der Haar- und Drüsenanlagen bei den Haussäugetieren. Inaug.-Diss. 8. Gießen. 64 pp. Mit 4 Taf.* **1895.**
Martin, P. *Beitrag zur Entwickelung der Sinushaare unserer Haussäugetiere. Deutsche Zeitschr. f. Tiermedizin. Bd. X. p. 112—121. Mit 1 Taf.* **1884.**

Maurer, F. *Haut-Sinnesorgane, Feder- und Haaranlagen und deren gegenseitige Beziehungen. Morphol. Jahrb. Bd. XVIII. p. 717—804. Mit 3 Taf. und 2 Holzschn.* **1892.**
— *Haut-Sinnesorgane, Feder- und Haaranlagen. Morphol. Jahrb. Bd. XX. p. 729—730. Taf. XXIV. Fig. 9.* **1892*.**
— *Zur Phylogenie der Säugetierhaare. Morphol. Jahrb. Bd. XX. p. 260—275.* **1893.**
— *Zur Frage von den Beziehungen der Haare der Säugetiere zu den Hautsinnesorganen niederer Wirbeltiere. Morphol. Jahrb. Bd. XX. p. 429.* **1893*.**
— *Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. 4. Leipzig. IX und 352 pp. Mit 9 Taf. u. 28 Holzsehn.* **1895.**
— *Die stammesgeschichtliche Entwickelung der Säugetierhaare. Verhandl. d. Gesellsch. Deutscher Naturforscher u. Aerzte auf d. 71. Versammlung zu München. T. II. Heft 2. p. 460—463.* **1899.**
Mayer, P. *Ueber Hämatoxylin, Carmin und verwandte Methoden. Zeitschr. f. wissenschaftl. Mikroskopie und mikr. Technik. Bd. XVI. Heft 2. p. 219.* **1899.**
Meckel, A. *Ueber die Federbildung. Arch. f. Physiologie von Reil u. Autenrieth. Bd. XII. p. 36—85.* **1815.**
Meckel, J. F. *Handbuch der menschlichen Anatomie. Bd. IV. p. 611.* **1820.**
Mehnert, E. *Ueber Entwickelung, Bau und Funktion des Amnion und Amnionganges nach Untersuchungen an Emys lutaria taurica (Marsilii). Morph. Arbeiten. Bd. IV. p. 206—273. Mit 4 Taf.* **1895.**
Meijere, J. C. de. *Over de Haaren der Zoogdieren. Leiden.* **1893.**
— *Ueber die Haare der Säugetiere, besonders über ihre Anordnung. Morphol. Jahrb. Bd. XXI. p. 312—415. Mit 41 Holzschn.* **1894.**
— *Ueber die Federn der Vögel, insbesondere über ihre Anordnung. Morphol. Jahrb. Bd. XXIII. p. 562 – 591. Mit 20 Holzschn.* **1895.**
— *Ist die Gruppenstellung der Säugetierhaare eine Stütze für die Maurer'sche Hypothese von der Ableitung des Haares von Hautsinnesorganen niederer Vertebraten? Anat. Anz. Bd. XVI. No. 10, 11. p. 249—256. Mit 2 Fig.* **1899.**
Merkel, F. *Ueber die Endigungen der sensibeln Nerven in der Haut der Wirbeltiere. 4. Rostock. p. 34—36. Taf. V.* **1880.**
Mertsching, A. *Beiträge zur Histologie des Haares und Haarbalges. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XXXI. p. 32—53. Mit 2 Taf.* **1887.**
— *Histologische Studien über Keratohyalin und Pigment. Arch. f. pathologische Anat. Bd. CXVI. Heft 3. p. 484—516. Mit 1 Taf.* **1889.**
Meyerson, L. *Zur Pigmentfrage. Arch. f. pathol. Anatomie. Bd. CXVII. p. 197—207.* **1889.**
Minot, C. Sedgwick, *Structure of the human skin. American Naturalist. Vol. XX. p. 575—578.* **1886.**
Mitrophanow, P. *Zur Entwickelungsgeschichte und Innervation der Nervenhügel der Urodelenlarven. Biol. Centralbl. Bd. VI. p. 174—178.* **1887.**
— *Ueber die Organe des sechsten Sinnes bei Amphibien. Biol. Centralbl. Bd. VII. p. 174—178.* **1888.**
— *Ueber die Organe der sechsten Sinnesthätigkeit bei Amphibien. Warschauer Universitätsnachrichteu. 80. p. 6. Mit 3 Taf.* **1888*.**
— *Ueber die primäre Anlage der Seitenorgane bei den Plagiostomen. Warschauer Universitätsnachrichten. Bd. VIII. No. 5.* **1889.**
Moeller. *Entwickelungsgeschichte des Hufes. Magazin f. Tierheilkunde von Gurlt und Hertwig. p. 321.* **1872.**
Mohr, P. *Ueber den Schwefelgehalt verschiedener Keratinsubstanzen. Zeitschr. f. phys. Chemie. Bd. XX. p. 403.* **1894.**
Moll, J. A. *Ueber den Haarwechsel. Arch. f. d. holländischen Beiträge zur Natur- und Heilkunde. Bd. II. Heft 2. p. 149.* **1860.**
Müller, Joh. *Monatsberichte d. K. Preuſs. Akademie der Wissensch.* **1841.**
Nagel, W. *Die weiblichen Geschlechtsorgane. Handbuch d. Anatomie des Menschen, von v. Bardeleben. T. II. Abt. 1. p. 119—121. Mit 2 Fig. Jena.* **1896.**
Nicoglu. *Ueber die Hautdrüsen der Amphibien. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. LVI. Heft 3. p. 409. Mit 3 Taf.* **1893.**
Nikolsky, P. W. *Ueber die Theorie der Verhornung. Wratsch. No. 4. p. 713.* **1898.**
Nitzsch. *Pterylographia avium. Halae* **1833.**
— *System der Pterylographie. Herausgeg. von G. Burmeister. Halle.* **1840.**
Nörner, C. *Ueber den feineren Bau des Pferdehufes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVIII. p. 171—224. Mit 1 Taf.* **1886.**
Okamura, T. *Zur Lehre über die Wachstumsrichtung der Haare in der ersten Anlage. Monatshefte f. praktische Dermatologie. Bd. XXVIII. p. 541—551. Mit 1 Taf.* **1899.**

Okamura, T. *Ueber die Entwickelung des Nagels beim Menschen. Archiv f. Dermatologie. Bd. LII. Heft 2. p. 223—252. Mit 3 Taf.* **1900.**
Oppenheimer, E. *Ueber eigentümliche Organe in der Haut einiger Reptilien. Ein Beitrag zur Phylogenie der Haare. Morphol. Arb. Bd. V. p. 445—461.* **1896.**
Orrù, E. *Ueber die Nervenendigungen an den Haaren. Moleschott's Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen und der Tiere. Bd. XV. Heft 3. p. 277—284.* **1894.**
— *La terminazione nervosa nei pili. Bollettino della R. Accademia medica di Roma. Anno XIX. Fsc. 7. p. 762—767.* **1894*.**
Osawa, G. *Beitrag zur feineren Struktur des Integuments der Hatteria punctata. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVII. p. 570—583. Mit 1 Taf.* **1896.**
Pappenheim, C. *R. Acad. sc. Paris. T. XXIII. p. 768.* **1846.**
Paul, H. *Ueber Hautanpassung der Säugetiere. Inaug.-Diss. Jena. 72 pp.* **1884.**
Pavloff, T. *Entstehung und Schicksale des Keratohyalins vor und nach der Geburt. Monatshefte f. praktische Dermatologie. Bd. IX. No. 7. p. 302—311.* **1889.**
— *Entstehung und Schicksale des Keratohyalins vor und nach der Geburt. Arch. f. Dermatologie und Syphilis. Bd. IX. Ergänzungsheft. p. 235—242.* **1889*.**
Peremeschko, *Ueber die Teilung der tierischen Zellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVI. p. 437—457. Mit 1 Taf.* **1878.**
— *Ueber die Teilung der tierischen Zellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVII. p. 168—186. Mit 1 Taf.* **1879.**
Pernitza, E. *Bau und Entwickelung des Erstlingsgefieders, beobachtet am Hühnchen. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch. zu Wien. Math.-naturw. Kl. Bd. LXIII. Abt. 2. p. 439—448. Mit 1 Taf.* **1871.**
Peter, K. *Der Einfluſs der Entwickelungsbedingungen auf die Bildung des Centralnervensystems und der Sinnesorgane bei den verschiedenen Wirbelklassen. Anat. Anz. Bd. XIX. p. 177—198. Mit 8 Fig. (Teloderm).* **1901.**
Pfitzner W. *Die Epidermis der Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. XI. p. 469—523. Mit 2 Taf.* **1880.**
Phisalix, C. *Observation sur la note précédente (de M. Ancel), Compt. rend. hebdomadaires de la Société de biologie. T. LII. No. 35. p. 962.* **1900.**
— *Remarques sur la note précédente. Ibidem. No. 38. p. 1060—1061.* **1900*.**
— *Phisalix-Picot, Madame, Recherches embryologiques, histologiques et physiologiques sur les glandes à venin de la salamandre terrestre. Thèse. Paris.* **1900.**
Pljuschko, J. *Beiträge zur Histologie der Haut der Säugetiere. Kasan.* **1890.**
Politzer, S. *Ueber die Natur der von Zander im embryonalen Nagel gefundenen Körnerzellen. Monatshefte f. praktische Dermatologie. Bd. IX. No. 8. p. 346—348.* **1889.**
Post, H. *Ueber die normale und pathologische Pigmentierung der Oberhautgebilde. Inaug.-Diss. 8. Königsberg i. Pr. 51 pp.* **1893.**
Poulton, E. B. *The Structure of the Bill and Hairs of Ornithorhynchus paradoxus with a Discussion of the Homologies and Origin of Mammalian Hair. Quarterly Journal of microscop. science. Vol. XXXVI. p. 143—199. With 3 pls.* **1894.**
Profé, O. *Beiträge zur Ontogenie und Phylogenie der Mammarorgane. Anat. Hefte. Bd. XI. p. 247—286. Mit 6 Taf. und 1 Holzschn.* **1898.**
Prowazek, S. *Beiträge zur Pigmentfrage. Zool. Anz. Bd. XXIII. No 623. p. 477—480.* **1900.**
Rabl, H. *Untersuchungen über die menschliche Oberhaut und ihre Anhangsgebilde mit besonderer Rücksicht auf die Verhornung. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XLVIII. p. 430—495. Mit 3 Taf.* **1896.**
Raffaele, F. *Osservazioni sul foglietto epidermico superficiale degli embrioni dei pesci ossei. Mitteil. aus d. zoolog. Station zu Neapel. Bd. XII. Heft 1. p. 169—207.* **1895.**
— *Ricerche intorno allo sviluppo della linea e del nervo laterale negli anfibi. Intern. Monatsschr. Anat. u. Phys. Bd. XVII. Heft 10—12. p. 389. Mit 4 Taf.* **1900.**
— *Per la genesi dei nervi da catene cellulari. Anat. Anz. Bd. XVIII. No. 15. u. 16. p. 337—344. Con 11 fig.* **1900*.**
Ranvier, L. *Comptes rendus de l'Académie des sciences de Paris. T. LXXXIX. p. 1120.* **1879.**
— *Traité technique d'histologie. Paris. p. 676.* **1889.**
— *Sur quelques réactions histochimiques de l'éléidine. Compt. rend. de l'Academie des sciences de Paris. T. CXXVIII. No. 4. p. 201—202.* **1899.**
— *Sur quelques réactions histochimiques de l'éléidine. Arch. microscopique. T. III. Fsc. 1. p. 1—10. Avec une pl.* **1900.**
Rauber, A. *Lehrbuch d. Anatomie des Menschen. 5. Aufl. Leipzig. Bd. II. Abt. 2. p. 645.* **1898.**

Reclam. *De plumarum pennarumque evolutione disquisitio microscopica. Inaug.-Diss. Lipsiae.* ***1846.***

Reh, L. *Die Schuppen d. Säugetiere. Verhandl. d. naturwissensch. Vereins in Hamburg. 3. F. Bd. I* ***1894.***

— *Die Schuppen der Säugetiere. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft. Bd. XXIX. p. 157—220.* ***1895.***

Reichenow. *Die Fufsbildungen der Vögel. Journ. f. Ornithologie.* ***1871.***

Rein, G. *Untersuchungen über die embryonale Entwickelungsgeschichte d. Milchdrüse. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XX. p. 431. Mit 2 Taf.* ***1882.*** *— Bd. XXI. p. 678. Mit 1 Taf. und 2 Holzschn.* ***1882.***

Reinhardt. *Gruben an den Schuppen mancher Schlangen. Arch. f. Naturgeschichte.* ***1861.***

Reinke, F. *Untersuchungen über die Horngebilde der Säugetierhaut. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXX. p. 183—204. Mit 1 Taf.* ***1887.***

Reiss, W. *Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Epidermis in der Frühperiode des Fötallebens mit besonderer Berücksichtigung der Malpighi'schen Schichte. Anz. d. Akademie der Wissenschaften. No. 9. p. 468—473. Krakau.* ***1899.***

Reissner, E. *Beiträge zur Kenntnis der Haare des Menschen und der Säugetiere. Breslau* ***1854.***

Renaut, J. *Sur l'évolution épidermique et l'évolution cornée des cellules du corps de Malpighi. Compt. rend. de l'Académie des sciences de Paris. T. CIV. No. 4. p. 244—247.* ***1887.***

— *Traité d'histologie pratique. T. II. Fsc. 1. p. 235.* ***1897.***

Retterer, E. *Premiers phénomènes du développement des poils du cheval. Compt. rendus de la Société de biologie. T. VI. p. 22—25.* ***1894.***

— *Sur le lieu et le mode de formation du pigment cutané chez les mammifères. Revue des sciences médicales. No. 60. p. 412.* ***1887.***

— *Sur le lieu et le mode de formation du pigment cutané chez les mammifères. C. R. Soc. biol. Paris. 12. mars* ***1887*.***

— *Derme et épiderme, leurs relations génétiques. Journal de l'anatomie. Année XXXV. No. 3. p. 384. —*

— *Année XXXV. No. 5. p. 675—677.* ***1899.***

Retzius, G. *Biologische Untersuchungen. Fol. Stockholm. Bd. IV. p. 61. Taf. XXV. Fig. 9.* ***1894.***

Ribbert. *Ueber Regeneration der Mamilla nebst Bemerkungen über ihre Entwickelung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVIII. p. 139—158.* ***1890.***

Römer, F. *Zur Frage nach dem Ursprung der Schuppen der Säugetiere. Anat. Anz. Bd. VIII. No 16. p. 526—532.* ***1893.***

— *Studien über das Integument der Säugetiere. I. Die Entwickelung der Schuppen und Haare am Schwanze und an den Füfsen von Mus decumanus und einiger anderer Muriden. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. N. F. Bd. XXX. p. 604 622. Mit 2 Taf.* ***1896.***

— *Studien über das Integument der Säugetiere. II. Die Anordnung der Haare bei Thryonomys (Aulacodus) swinderianus Temminck. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXXI. Heft 3 und 4. p. 605—621. Mit 1 Taf. u. 1 Holzschn.* ***1898.***

— *Studien über das Integument der Säugetiere. III. Das Integument der Monotremen. Denkschr. d. mediz.-naturw. Gesellschaft zu Jena. Bd. VI. Lief. 2. 53 pp. Mit 1 Taf. u. 3 Holzschn,* ***1898*.***

Rosenstadt, B. *Studien über die Abstammung und Bildung des Hautpigmentes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. L. p. 350—384.* ***1897.***

Ryder, J. A. *On the first and second Sets of Hair Germs developed in the Skin of Foetal Cats. Proceedings of the American Philosophical Society at Philadelphia. Vol. XXIV. No. 125. p. 8—18.* ***1889.***

— *Phylogeny of the sweat glands. Proceedings of the American Philosophical Society at Philadelplia. Vol. XXVI. p. 534—540.* ***1889*.***

Samuel, S. *Die Regeneration. Arch. f. pathol. Anat. Bd. L. Heft 3. p. 323.* ***1870.***

Sangster, A. *Quarterly Journal of microscopical science. Vol. XVII. p. 232.* ***1877.***

Sappey, P. C. *Traité d'anatomie descriptive. Paris. T. IV. p. 766.* ***1879.***

Sarasin, P. u. F. *Ergebnisse naturw. Forschungen auf Ceylon. II. Zur Entwickelungsgeschichte u. Anatomie d. ceylonischen Blindwühle, Ichthyophis glutinosa. Wiesbaden.* ***1887.***

Schickele, G. *Beiträge zur Morphologie und Entwickelung der normalen und überzähligen Milchdrüsen. Zeitschrift f. Morphologie und Anthropologie. Bd. I. Heft 3. p. 506—546. Mit 19 Holzschn.* ***1899.***

— *Beiträge zur Morphologie und Entwickelung der normalen und überzähligen Milchdrüsen. Inaug.-Diss. Strafsburg* ***1900.***

Schmidt, Hugo. *Ueber normale Hyperthelie menschlicher Embryonen. Anat. Anz. Bd. XI. p. 702—711.* **1896.**

— *Ueber die normale Hyperthelie menschlicher Embryonen und über die erste Anlage der menschlichen Milchdrüsen überhaupt. Morphol. Arb. Bd. VIII. Heft 1 u. 2. p. 157—199. Mit 2 Taf.* **1897.**

Schmitt, Heinrich. *Ueber die Entwickelung der Milchdrüse und die Hyperthelie menschlicher Embryonen. Morphol. Arb. Bd. VIII. p. 236—303. Mit 3 Taf.* **1898.**

— *Ueber die Entwickelung der Milchdrüse und die Hyperthelie menschlicher Embryonen. Inaug.-Diss. Freiburg i. B.* **1898*.**

Schrenk. *De formatione pennarum. Inaug.-Diss. Mitoviae.* **1847.**

Schuberg, A. *Beiträge zur Kenntnis der Amphibienhaut. Zoologische Jahrbücher. Abt. f. Anatomie u. Ontogenie. Bd. VI. p. 481—490. Mit 1 Taf.* **1893.**

Schulin, K. *Ueber den Haarwechsel und die Entwickelung von Haarbälgen mit mehreren Haaren. Sitzungsber. d. Gesellsch. zu Marburg. 4. Juni* **1876.**

— *Beiträge zur Histologie der Haare. Arch. f. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. II. p. 375—410. Mit 2 Taf.* **1877.**

Schultze, O. *Ueber die erste Anlage des Milchdrüsenapparates. Anat. Anz. Jahrg. VII. No. 9 u. 10. p. 265—270.* **1892.**

— *Milchdrüsenentwickelung und Polymastie. Münchener medic. Wochenschr. Jahrg. XXXIX. No. 24. p. 432—433.* **1892*.**

— *Ueber Milchdrüsenentwickelung und Polymastie. Wiener klinische Wochenschr. Jahrg. V. No. 35. p. 499.* **1892†.**

— *Milchdrüsenentwickelung und Polymastie. Sitzungsber. Phys.- medic. Gesellsch. Würzburg. Bd. VIII.* **1892††.**

— *Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Milchdrüsen. Sitzungsber. Phys.-med. Gesellsch. Würzburg. Bd. XXVI. No. 6. p. 171—182.* **1893.**

Schultze, W. *Ueber die Talgdrüsen des Menschen und ihre Adnexe mit besonderer Berücksichtigung der an den Labia majora und minora vorkommenden. Inaug.-Diss. 8. Berlin 28 pp.* **1898.**

Schulze, F. E. *Ueber die becherförmigen Organe der Fische. Zeitschr. wissensch. Zool. Bd. XII. p. 218.* **1863.**

— *Epithel- und Drüsenzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. III. p. 145—203. Mit 6 Taf.* **1867.**

— *Ueber cuticulare Bildungen und Verhornung von Epithelzellen bei Wirbeltieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. V. p. 295. Mit 2 Taf.* **1869.**

— *Ueber die Sinnesorgane der Seitenlinie bei Fischen und Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. VI. Heft 1. p. 62. Mit 3 Taf.* **1870.**

Schwalbe, G. *Ueber den Farbenwechsel winterweißer Tiere. Morphol. Arb. Bd. II. Heft 3. S. 483—606. Mit 3 Taf.* **1893.**

— *Ueber den Haarwechsel beim Menschen. Anat. Anz. Bd. VIII. Suppl.-Heft.* **1893*.**

— *Entstehung des Haarkleides bei den Säugetieren. Wiener klinische Wochenschr. No. 3.* **1895.**

— *Ueber die vermeintlichen offenen Mammartaschen bei Huftieren. Morphol. Arb. Bd. VIII. Heft 2. p. 341—362. Mit 1 Taf.* **1898.**

Schwann, T. *Mikroskopische Untersuchungen über die Uebereinstimmung in der Struktur und das Wachstum der Tiere und Pflanzen. p. 93.* **1839.**

Seeck, O. *Ueber die Hautdrüsen einiger Amphibien. Inaug.-Diss. 8. Dorpat. 72 pp. Mit 1 Taf.* **1891.**

Seelhorst. *Ueber das Keratohyalin und den Fettgehalt der Haut. Inaug.-Diss. 8. Berlin* **1890.**

Semon, R. *Bemerkungen über die Mammarorgane der Monotremen. Morphol. Jahrb. Bd. XXVII. Heft 3. p. 497—498.* **1899.**

— *Zoologische Forschungsreisen in Australien. Bd. IV.* **1899*.**

Sidamgrotzky, O. *Ueber die Struktur und das Wachstum der Hornscheiden der Wiederkäuer und der Krallen der Fleischfresser. Dresden* **1871.**

Simon, F. *Ueber die Struktur der Warzen und die Pigmentbildung in der Haut. Arch. f. Anat. u. Physiol. p. 167.* **1840.**

— *Die Hautkrankheiten durch anatomische Untersuchungen erläutert. Berlin* **1848.**

Smith, F. *Histology of the skin of the horse. Journal of anatomy. Vol. XXII. p. 142—153. With 1 pl.* **1888.**

Sokolowsky, A. *Ueber die äußere Bedeckung bei Lacertilien. Ein Beitrag zur Phylogenie der Lacertilien. 8. Zürich. 56 pp. Mit 1 Taf.* **1899.**

— *Entwickelung der Schuppen von Eidechsen. Zürich 56 pp. Mit 1 Taf. Zool. Centralbl. Bd. VI. p. 415—418 (Referat).* **1899.***

Solger, B. *Neue Untersuchungen zur Anatomie der Seitenorgane der Fische. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVII, p. 458—479. Mit 1 Taf. Bd. XVIII. p. 364—390. Mit 1 Taf.* **1880.**

Spencer, Baldwin, and **Georgina Sweet.** *The structure and development of the hairs of Monotremes and Marsupials. P. I. Monotremes Quart. Journ. of micr. sc. Vol. XLI. P. 4. p. 549—588. With 3 pl. and 6 figs.* **1899.**

Sprenger, H. *Untersuchungen über Bau und Entwickelung der Stacheln von Erinaceus europaeus. Zoologische Jahrbücher. Abt. f. Anat. Bd. XI. Heft 2. p. 97—152. Mit 3 Taf.* **1898.**

Der Stachel des Löwen an dessen Schweifende. Darmstadt. Druck von E. Bekker. (Anonym.) **1855.**

Sticker, A. *Ueber die Entwickelung und den Bau des Wollhaares beim Schafe. Inaug.-Diss. Breslau* **1887.**

Stieda, L. *Ueber Haarwechsel. Arch. f. Anat. u. Physiol. Heft 4. p. 517. Mit 1 Taf.* **1867.**

— *Bau und Entwickelung der Feder. Petersburger medic. Zeitschr. Bd. XVII. p. 185.* **1869.**

— *Ueber den Bau der Puderdunen der Rohrdommel. Arch. f. Anat. u. Physiol. p. 105. Taf. II.* **1870.**

— *Ueber den Haarwechsel. Biol. Centralbl. Bd. VII. No. 12. p. 353; No. 13. p. 385—394.* **1887.**

— *Ueber den Haarwechsel beim Menschen. Anat. Anz. Bd. VIII. Supp.-Heft. p. 92—93.* **1893.**

Strahl, H. *Ueber die Entwickelung der Mammarorgane beim Menschen. Anat. Anz. Bd. XIV. Suppl.-Heft. S. 236—238.* **1898.**

Strong, R. M. *The development of color in the Definitive Feather. Science. Vol. XV. No. 339. p. 527.* **1902.**

Studer, P. *Die Entwickelung der Feder. Inaug.-Diss. Bern* **1873.**

— *Ueber die Bildung der Federn bei dem Goldhaarpinguin und Megapodius. Actes de la 60. session de la Société helvétique des sciences naturelles.* **1877.**

— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Feder. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. XXX. p. 421—436. Mit 2 Taf.* **1878.**

Szymonowicz, L. *Ueber den Bau und die Entwickeluny der Nervenendigungen im Entenschnabel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVIII. p. 329—358. Mit 1 Taf.* **1896.**

— *Lehrbuch der Histologie. Würzburg. p. 319. (Haar).* **1901.**

Talma, S. *Beitrag zur Histogenese der weiblichen Brustdrüse: Arch. f. mikr. Anat. Bd. XX. p. 145. Mit 1 Taf.* **1881.**

Thoms, H. *Untersuchungen über Bau, Wachstum und Entwickelung des Hufes der Artiodactylen, insbesondere des Sus scrofa. Philos. Inaug.-Diss. von Leipzig. Karlsruhe. 97 pp. Mit 1 Taf.* **1896.**

— *Untersuchungen über die Entwickelung der Hufe von Artiodactylen, insbesondere des Sus scrofa. Deutsche tierärztliche Wochenschr. Jahrg. IV. No. 45—46. p. 379—382. Mit 22 Fig.* **1896*.**

Tiedemann, F. *Zoologie. Landshut. Bd. II.* **1810.**

Tourneux, F. *Développement des organes génito-urinaires, chez l'homme. Travaux et mémoires des facultés de Lille. T. II. Mém. 10. Avec atlas.* **1892.**

Unna, P. *Beiträge zur Histologie und Entwickelungsgeschichte der menschlichen Oberhaut und ihrer Anhangsgebilde. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. Heft 4. p. 665—741. Mit Taf. XXXI u. XXXII.* **1876.**

— *Entwickelungsgeschichte und Anatomie der Haut. v. Ziemssen's Handbuch der speciellen Pathologie und Therapie. p. 38., 45.* **1883.**

— *Eleïdin, Keratohyalin und Beginn der Verhornung. Monatshefte für praktische Dermatologie. Bd. VII.* **1888.**

— *Die Fortschritte der Hautanatomie in den letzten Jahren. Monatshefte für praktische Dermatologie. No. 16—22.* **1888*.**

— *Keratohyalin. Monatshefte für praktische Dermatologie. Bd. XX. p. 69—78.* **1895.**

— *Ueber das Wesen der normalen und pathologischen Verhornung. Wiener medic. Presse. Jahrg. XXXVII. No. 35. p. 1105—1107.* **1896.**

— *Ueber das Wesen der normalen und pathologischen Verhornung. Monatshefte für praktische Dermatologie. Bd. XXIV. p. 1—21.* **1896.***

Vignal, W. *Mémoire sur le développement des tubes nerveux chez les mammifères. Arch. Physiol. Paris. No. 4. p. 513—535. Avec 1 pl.* **1883.**

Voeltzkow. *Verhandlungen der Deutschen zoologischen Gesellschaft auf der 8. Versammlung zu Heidelberg. p. 179.* **1898.**

Waldeyer, W. *Untersuchungen über die Histogenese der Horngebilde, insbesondere der Haare und Federn. Festschr. f. Henle. Bonn. p. 141—163. Mit 1 Taf.* **1882.**

— *Atlas der menschlichen und tierischen Haare, sowie der ähnlichen Fasergebilde. Querfolio. Lahr.* **1884.**

Weber, M. *Bemerkungen über den Ursprung der Haare und über Schuppen bei Säugetieren. Anat. Anz. Bd. VIII. No. 12 u. 13. p. 413—423.* **1893.**

Weidenreich, F. *Ueber Bau und Verhornung der menschlichen Oberhaut. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LVI. Heft 1. p. 169—229. Mit 1 Taf.* **1900.**

Welcker, H. *Ueber die Entwickelung und den Bau der Haut und Haare bei Bradypus. Abhandl. der naturforsch. Gesellsch. zu Halle. Bd. IX. 60 pp. Mii 2 Taf.* **1864.**

Wendt, A. *De epidermide humana. Diss. inaug. Vratislaviae.* **1833.**

— *Ueber die menschliche Epidermis. Arch. f. Anat. u. Physiol. p. 278. Mit 1 Taf.* **1834.**

Wertheim, G. *Ueber dem Bau des Haarbalges beim Menschen. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. Bd. L. Mit 1 Taf.* **1864.**

Weski, O. *Zur Eleïdindarstellung. Anat. Hefte. Bd. XVII. Heft 1. p. 197—202.* **1901.**

Wiedersheim, R. *Grundriſs der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Jena. p. 18—30.* **1888.**

— *Sviluppo ed anomalie del sistema pilifero. Rivista d. scienze biologiche. Anno II. No. 9 e 10. p. 717—732. Con 12 fig.* **1900.**

Wintscha, H. *Ueber die Entwickelung der Vater'schen Körperchen. Inaug.-Diss. Dorpat* **1892.**

Wolff, G. *Die Cuticula der Wirbeltierepidermis. Inaug.-Diss. Jena* **1889.**

— *Die Cuticula der Wirbeltierepidermis. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften. Bd. XXIII. p. 576—584. Mit 1 Taf.* **1889*.**

Zabludowsky, J. *Der Verhornungsprozeſs während des Embryonallebens. Mitteilungen aus d. embryol. Institut d. k. k. Universität in Wien. Bd. II. Heft 1. p. 65—75. Mit 1 Taf.* **1880.**

Zander, R. *Die frühesten Stadien der Nagelentwickelung und ihre Beziehung zu den Digitalnerven. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. p. 103—144. Mit 1 Taf.* **1884.**

— *Untersuchungen über den Verhornungsprozeſs. I. Die Histogenese des Nagels beim menschlichen Foetus. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. p. 273—306. Mit 1 Taf.* **1886.**

Viertes Kapitel.

Die Entwickelungsgeschichte der Verknöcherungen des Integuments und der Mundhöhle der Wirbeltiere.

Von

Professor **Rudolf Burckhardt.**

I. Einleitung.

A. Definition der Hartgebilde des Integuments und der Mundhöhle.

Die Organe, deren Entwickelung im nachfolgenden Kapitel zur Behandlung gelangt, bezeichnet man als verknöcherte Hartgebilde des Integuments und der Mundschleimhaut. Sie haben wenig augenfällige Merkmale, die sie äußerlich als zusammengehörig erkennen lassen: die einen, die Hautverknöcherungen, dienen dem Schutze der Körperoberfläche, die anderen, die Zähne, der Nahrungsaufnahme oder weiteren digestiven Funktionen. Unter dieser äußeren Verschiedenheit aber enthüllt uns die Vergleichung ihres Baues und ihrer Entwickelung gemeinsame Züge. Ja, der Nachweis ihres gemeinsamen Ursprungs ist sogar vorzugsweise an die Entwickelungsgeschichte geknüpft. Innerhalb der Wirbeltiere aber gehen bald beide Organsysteme, die Hautverknöcherungen und das Gebiß ihre getrennten Wege. Für das gesamte Integument bilden sich so verschiedenartige Funktionen anderer Art, insbesondere Wärmeschutz, heraus, daß seine primitiven verkalkten Hartgebilde hinter den sekundären verhornten, Federn und Haare, zurücktreten und nur noch eine sehr untergeordnete Rolle spielen. Für das Gebiß oder Zahnsystem dagegen treten entsprechend dem Wechsel der ursprünglichen Funktion des bloßen Zurückhaltens der ergriffenen Nahrung speciellere Funktionen auf den Plan. Es erfährt innerhalb des Wirbeltierstammes zunächst eine fortschreitende stammesgeschichtliche Entwickelung, die endlich auch in Rückbildung ausgeht.

Der Wert dieses Organsystems für die allgemeine Entwickelungslehre ist gerade darin begründet, daß wir von keinem andern Organsystem so vollständige und abwechslungsreiche stammesgeschichtliche Dokumente besitzen, wie von ihm wegen der Dauerhaftigkeit seiner

Substanzen. Infolgedessen tritt der Zusammenhang zwischen phylogenetischen und ontogenetischen Entwickelungsprozessen am Zahnsystem in besonders einleuchtender Weise hervor. Eine weitere Eigentümlichkeit dieses Organsystems ist die, daß die individuelle Entwickelung seiner Gebilde bei den niedersten Formen seines Bestehens mit keinem Abschnitt einer bestimmten Lebensperiode ihr Ende findet. Es werden vielmehr beständig die Organe abgestoßen und wieder neu gebildet. Dieser Neubildungsprozeß erstreckt sich ursprünglich über die Dauer des ganzen Lebens. Für die Hautverknöcherungen wird er allerdings schon bei niederen Vertebraten auf die Embryonalperiode zurückgedrängt. Für das Gebiß aber ist er noch bei relativ hoch entwickelten Vertebraten (viele Reptilien) ein permanenter. Erst allmählich wird er auf die Jugend und die Embryonalperiode zurückverlegt und erlischt endlich ganz. Andererseits neigt das einzelne Hartgebilde, je mehr es sich von seinen ursprünglichsten Zuständen entfernt, zu andauerndem Bestehen. Die Hautverknöcherungen werden schon innerhalb der Fische stabil und können mit Größenzunahme des Individuums weiterwachsen. Im Gebiß wird das Prinzip des Wechsels der Elemente viel zäher festgehalten, und Dauerwachstum tritt erst als Folge dauernder Abnutzung des einzelnen Zahnes auf.

Während sich somit vom Standpunkt der Wirbeltier**phylogenie** die Entwickelungsgeschichte der Verknöcherungen des Integuments und der Mundschleimhaut als äußerst fruchtbar erweist, hat sie bisher für **wachstumsphysiologische** Probleme nicht entfernt ähnliche Bedeutung erreicht. Experimentelle Eingriffe in diese Prozesse haben noch nicht stattgefunden; sie scheinen vorläufig auch zu wenig versprechend. Immerhin ist nicht abzusehen, welche Resultate sie unter Umständen reifen können. Manche der schwebenden Fragen über die Ausscheidung der Hartsubstanzen dürften vielleicht auf diesem Wege zur Entscheidung zu bringen sein.

Die Hartgebilde des Integuments und der Mundschleimhaut stimmen unter sich in folgenden Eigenschaften überein:

1) Sie sind intercellulare Ausscheidungen von lebenden Elementen, von denen sie nicht regeneriert werden können. Die absondernden Elemente bilden mehr oder weniger begrenzte Gewebekomplexe und gehören dem Ektoderm und dem Mesoderm an, nur in extremen Fällen beteiligt sich am Aufbau der Hartgebilde ausschließlich das letztere.

2) Die ausgeschiedenen Hartgebilde bestehen aus soliden Substanzen, insbesondere Kalkverbindungen, womit eine organische Grundlage imprägniert wird.

3) Sie gelangen beinahe auf der ganzen Körperoberfläche zur Ausbildung, ferner innerhalb der Mundhöhle, gemäß dem ektodermalen Ursprung ihrer Auskleidung.

Durch diese Eigenschaften unterscheiden sich auch die hierher gehörenden Hartgebilde allseitig. Der Substanz nach stehen ihnen die Knochen zunächst, unterscheiden sich aber von ihnen dadurch, daß diese Organe sich regenerieren und ausschließlich mesodermaler Abkunft sind. Sodann existieren auch andere integumentale Hartgebilde, die im Munde sogar als Zähne bezeichnet werden (Cyclostomen, Amphibienlarven), aber sie sind ihrer Substanz nach verschieden, da sie aus Horn bestehen. Damit sind denn auch die Integumentverknöcherungen und Zähne Bildungen der Wirbeltiere, welche keinerlei

Homologa unter den Wirbellosen besitzen. Die Versuche v. LEYDIG's (1873), sie als bloße Cuticularbildungen darzustellen, müssen als gescheitert betrachtet werden.

B. Die Entwickelung der Hartgebilde im allgemeinen.

1. Ektoderm. Schmelz.

Das Ektoderm beteiligt sich am Aufbau der Hartsubstanzen in erster Linie mit abgegrenzten Bezirken derjenigen Cylinderzellen, welche die basale Schicht der Epidermis bilden. Sie allein sind direkt mit der Absonderung der ektodermalen Hartsubstanz des Schmelzes, beschäftigt (MARCUSEN, 1849). Man bezeichnet sie als inneres Schmelzepithel oder als Ameloblastenschicht und sie bilden stets ein kontinuierliches Gewebe. Ueberall können mit ihnen, namentlich wo die Schmelzabsonderung tief ins Mesoderm verlegt ist, solche Epithelzellen, welche über ihnen liegen, durch die Einsenkung des Schmelzepithels mitgerissen werden. Bei niederen Wirbeltieren geschieht dies, ohne daß sie ihre Gestalt von kubischen, indifferenten Epithelzellen aufgeben; bei höheren Ausbildungsstufen der Hartgebilde aber können auch diese Zellen sich differenzieren. So können sie bereits bei Reptilien unter Ausscheidung einer transparenten Zwischensubstanz lockerer werden, sternartige Formen annehmen, wodurch sie an mesodermales Gallertgewebe erinnern, man nennt sie alsdann Sternzellen und den aus ihnen bestehenden Körper die Schmelzpulpa. In diesem Falle aber bildet sich zwischen diesen lockeren Zellen und dem geschlossenen Schmelzepithel eine Schicht von weniger stark differenzierten Elementen aus, das Stratum intermedium. Wo eine Schmelzpulpa zur Ausbildung gelangt, wird auch ein weiteres Stück des Stratum Malpighii mit in die Tiefe gerissen. Es umkleidet äußerlich gegen das Mesoderm hin die Schmelzpulpa, sondert aber selbst keinen Schmelz ab. Man bezeichnet diese Schicht als das äußere Schmelzepithel. Nur bei den Hartgebilden von höherer Ausbildung — und als solche kommen bloß die Zähne in Betracht — kommt es zu diesen weiteren Sonderungen des Ektoderms, welche alle zusammentreten, um ein embryonales Organ zu bilden, das Schmelzorgan. Nach LECHE's (1895) Vorschlag

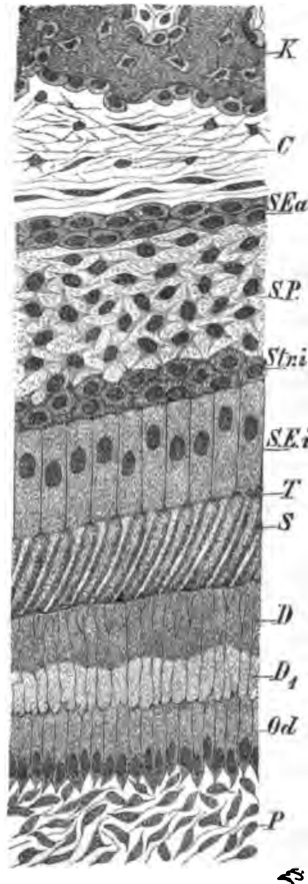


Fig. 208. Längsschnitt durch die Anlage eines Molaren von Didelphys. *P* Pulpa. *Od* Odontoblasten. D_1 unverkalktes, *D* verkalktes Dentin. *S* Schmelz. *T* TOMES'scher Fortsatz der Ameloblasten. *SEi* Ameloblastenschicht oder inneres Schmelzepithel. *Stri* Stratum intermedium. *SP* Schmelzpulpa. *SEa* äußeres Schmelzepithel. *C* Bindegewebe. *K* Knochen der Alveole. Vergr. 250. Nach RÖSE.

pflegt man in der Ausbildung des Zahnkeims drei Stadien zu unterscheiden: 1) das knospenförmige Stadium, welches die erste Differenzierung des Schmelzkeimes als geringere oder stärkere Anschwellung der Zahnleiste darstellt, 2) das kappenförmige Stadium, auf welchem die knospenförmige Anlage durch den emporsprossenden Zahnkeim eingestülpt worden ist, ohne weitere wesentliche Aenderung seiner histologischen Differenzierung; 3) das glockenförmige Stadium ist durch die Glockenform des Schmelzkeims mit der tieferen von ihm umfaßten Mesodermpapille und durch die Differenzierung der Zellen des Schmelzkeims in äußeres Schmelzepithel, Schmelzpulpa, Stratum intermedium und Ameloblastenschicht gekennzeichnet. Eine scharfe Grenze ist zwischen diesen drei Stadien natürlich nicht zu ziehen. Nachdem das Schmelzorgan seine Funktion verrichtet und den Schmelz abgesondert hat, gerät es in Zerfall, und seine Ueberreste bleiben noch zu kleinen, linsenförmigen Zellgruppen vereint, da und dort unter dem Epithel liegen. Man heißt diese Rudimente Epithelperlen, in älterer Zeit wohl auch nach ihrem Entdecker SERRES'sche Körperchen (SERRES 1817).

Die vom Ektoderm abgeschiedene Hartsubstanz wird durchweg als Schmelz (Email) bezeichnet. Sie bildet, wenn vorhanden, stets einen solideren Ueberzug an der Oberfläche von Dentingebilden. Die Elemente, welche sie absondern, bleiben nach Erfüllung ihrer Funktion zunächst rein passiv und verschwinden später vollständig. Auch der Schmelz selbst tritt häufig als vorübergehende, flüchtige Bildung auf, ohne dauernd das Hartgebilde zu schützen, sondern mehr nur als phylogenetische Reminiscenz.

Nach HOPPE-SEYLER besteht der Schmelz aus:

Calciumphosphat und -karbonat	95,35	Proz.
Magnesiumphosphat	1,05	„
organischer Substanz	3,60	„

Er besitzt die Härte des Apatits und ist das härteste Gewebe tierischer Körper. Dabei nimmt der Gehalt an Phosphor und Kalk erst im postembryonaler Zeit erheblich zu, während er beim Neugeborenen noch kleiner ist im Vergleich zur organischen Substanz, die hier bis zu 22 Proz. betragen kann.

Der Schmelz ist meistens von senkrecht zu seiner Oberfläche stehenden Säulen gebildet, Schmelzprismen, die von der Dentingrenze bis zur Oberfläche des Zahnes durchgreifen. Es kann jedoch nicht als definitiv erwiesen gelten, daß der Schmelz überall Prismenstruktur besitzt, wohl aber kommt sie ihm meistens, namentlich bei höheren Wirbeltieren zu. Hier können sie auch vielfachen Modifikationen ihres Verlaufs unterliegen, die phylogenetisch bedeutungsvoll sind (vergl. besonders PREISWERK 1895).

Der feinere Bau des Schmelzes, dessen Kenntnis für das volle Verständnis seiner Histogenese unumgänglich nötig wäre, ist nicht einwandfrei festgestellt; besonders ist strittig, ob zwischen den Schmelzprismen eine Kittsubstanz vorhanden sei (J. u. C. TOMES 1898, VON EBNER 1891, BÖDECKER), oder ob sie fehle (HANNOVER 1856, HERTZ 1866, WALDEYER 1871, WALKHOFF 1901). Streifungen und Unterschiede in Dichtigkeit und Verlauf der Schmelzprismen erzeugen mannigfaltige Strukturbilder, für deren nähere Beschreibung, da sie vorläufig mit der Histogenese in keinen greifbaren Zusammenhang zu

bringen sind, wir auf die speciell histologischen Untersuchungen und Darstellungen verweisen müssen.

Vor der Abnutzung wird der Schmelz der Zähne von einer strukturlosen Membran von 1 µ Dicke überzogen, welche von Kölliker (1861) nach ihrem Entdecker (1842) die Nasmyth'sche Membran genannt hat, sie wird auch oft als Schmelzoberhäutchen bezeichnet. Sie ist eine Cuticula, welche sich in Säuren auch beim Kochen nicht löst und sich allein beim Kochen mit Aetzkali und -natron auflockert.

Wie weit innerhalb der Wirbeltiere Schmelz zur Ausbildung gelangt, bedarf noch der endgiltigen Erledigung.

Owen (1845), ausgehend von dem Satz, daß nur Zähne, welche in der Tiefe der Kiefer entstehen, von Schmelz bedeckt sind, hat den Zähnen der Selachier Schmelz abgesprochen. Demgegenüber hat O. Hertwig (1873) dargethan, daß sich die oberflächlichste Schicht der Haifischzähne wie Schmelz verhalte und bei Behandlung mit Säuren die charakteristischen Reaktionen gebe. Klaatsch (1889) und Röse (1897) hinwiederum bestreiten die Schmelznatur der oberflächlichsten Zahnschichten und vindizieren den Selachierzähnen bloß ein Schmelzoberhäutchen. Röse (1897) erklärt auch den von Rohon (1889) für die Placoidschuppen behaupteten Schmelz für Vitrodentin. Ihm widersprechen Walkhoff (1901) und C. Tomes (1898), ebenso Jentsch (1898). Eine definitive Lösung dieser komplizierten Frage liegt noch nicht vor. Wir können keine Gründe, die gegen die Schmelznatur der Selachierzähne vorgebracht wurden, als hinreichend erachten und betrachten daher die oberflächlichste Schicht der Selachierzähne und -schuppen als Schmelz, wofür auch die Auflösung der fraglichen Substanz in Salzsäure ohne Rückstand und die Proportion zwischen ihrer Stärke und der Größe der Ameloblasten spricht (C. Tomes).

2. Mesoderm. Mesodermale Hartsubstanzen.

Von mesodermalen Zellen sind es zunächst ganz indifferente Elemente der Cutis, gewöhnliche Bindegewebszellen, welche, da und dort zu Gruppen vereinigt, Hartsubstanz ausscheiden. Dabei unterscheiden sie sich nicht von denjenigen, welche überhaupt Bindegewebsverknöcherung erzeugen. Wir bezeichnen sie alle mit dem Namen Skleroblasten, den Klaatsch (1894) zuerst für sie gebraucht hat, ohne daß wir damit etwas über ihre Herkunft präjudizieren wollten.

Nachdem J. Platt (1893) bei Amphibien Wanderzellen aus dem Ektoderm ins Mesoderm hatte übertreten sehen und sie als Bildner von oberflächlichem Knorpel gedeutet hatte, empfand Klaatsch das Bedürfnis, die mesodermalen Gewebe überhaupt aus den beiden primären Keimblättern duch Auswanderung von Elementen abzuleiten. Er kam auf Grund seiner Präparate zu folgender Deutung der Hartsubstanzbildner oder Sklerobasten der Cutis. Sie seien ursprünglich im Anschluß an Hautsinnesorgane ektodermal entstanden und später erst nach dem Mesoderm ausgewandert; daher seien auch alle integumentalen Verknöcherungen und vom Skelett wenigstens die Deckknochen vom Ektoderm abzuleiten und nicht, wie allgemein angenommen wird, vom Mesoderm. Gegen diese Theorie wandten sich besonders Rabl (1894), Röse (1897), Keibel (1894) und R. G. Harrison (1895), welche betonten, daß an tadellos hergestellten Präparaten niemals zwischen Ektoderm und

Mesoderm die von Klaatsch gesehene Verwischung der Grenze, aus welcher er seine Theorie abgeleitet hatte, nachzuweisen sei. Eine Bestätigung der Skleroblastentheorie ist denn auch bisher nicht erfolgt.

Je nach der Beschaffenheit der Hartsubstanz, die die Skleroblasten absondern, belassen wir ihnen diesen Namen, wofern die Hartsubstanz weder zu Knochen, noch zu Zahnbein wird. Sondern sie dagegen Knochensubstanz ab, so werden sie Osteoblasten (Gegenbaur), sondern sie Zahnbein ab, Odontoblasten (Waldeyer 1871) genannt. Die Odontoblasten bilden eine einfache Lage cylindrischer Zellen, die mit ihrem äußeren Ende dem Dentin anliegen und in einen Fortsatz auslaufen der in einer langgestreckten Höhlung verläuft, dem Dentinröhrchen. Entsprechend der Form des Odontoblasten ist auch sein Kern meist länglich. An der Innenseite kann der Odontoblast abgerundet sein oder in einen kurzen Fortsatz auslaufen; auch giebt er gelegentlich kurze seitliche Ausläufer ab.

Außer diesen specifisch für die Absonderung der Hartsubstanz differenzierten mesodermalen Elementen werden noch weitere in Mitleidenschaft gezogen. Unter dem Hartgebilde oder, wenn es Kegelform besitzt, in ihm bildet sich ein Kern von indifferenten Bindegewebszellen, der früher als Keim, jetzt allgemein als Pulpa bezeichnete Körper, welcher Fibrillen, Gefäße und Nerven enthält.

Weniger einheitlich als der Schmelz treten uns die mesodermalen Hartsubstanzen entgegen. Dementsprechend hat auch ihrer Systematik und Nomenklatur vielfache Wandlungen durchgemacht. Der Unterschied gegenüber dem Schmelz beruht hauptsächlich darin, daß bei diesem das ausscheidende Zellmaterial, nachdem es seine Funktion verrichtet hat, für die Hartsubstanz bedeutungslos wird. Bei den mesodermalen Hartsubstanzen aber treten die ausscheidenden Zellen zu der ausgeschiedenen Hartsubstanz in mehr oder weniger innige Beziehungen, die denn auch, solange das Hartgebilde existiert, festgehalten werden, sei es nun, daß die Zellen der Hartsubstanz nur oberflächlich anliegen oder daß sie von ihr eingeschlossen werden. Im allgemeinen bezeichnet man die Hartsubstanz, wofern sie nicht ausgesprochene Knochenstruktur besitzt, als Dentin oder Zahnbein in weiterem Sinne.

Owen (1840—45) gab zuerst dem Dentin den Namen und beschrieb als Modifikationen desselben bei den Edentaten und Fischen das Vasodentin und bei den Labyrinthodonten das Plicidentin, ersteres als eine von Röhren durchsetzte, letzteres als eine durch Faltungen charakterisierte Dentinart. Außerdem erkannte er das Cement als Knochengewebe. Williamson (1849—51) beschreibt zuerst die von ihm als Lepidin und Kosmin bezeichneten Hartsubstanzen, Kölliker (1858) das osteoide Gewebe als eine einschlußfreie Hartsubstanz. Eine Fülle von Kombinationen dieser Modifikationen wurde von Pander (1860) an paläozoischen Fischen beschrieben und ihnen neu hinzugefügt das Isopedin. Tomes wies 1877 nach, daß auch bei Gadidenzähnen eine Modifikation des Dentins vorkomme, die allein den Namen Vasodentin verdiene, da sie wirkliche Blutgefäße enthalte und nicht bloß Pulpateile, wie das „Vasodentin“ Owen's. Umfassendere Versuche, die Hartsubstanzen zu klassifizieren, stellten sodann Baume (1882), Klaatsch (1890) und Röse (1897) an, während von Ebner (1899) der Mannigfaltigkeit dieser Gewebe wenig Beachtung schenkt.

Wir folgen im Ganzen trotz den kritischen Bemerkungen von TOMES (1898), RÖSE (1897), besonders auch in Bezug auf seine Neuerung, daß er für das ehemalige „Vasodentin" OWEN's bei niederen Wirbeltieren das Trabeculardentin als neuen Hartsubstanztypus eingeführt hat; für dieses dürfte sich der abgekürzte Name Trabeculin empfehlen. Eine eingehende Diskussion der Argumente, welche die Autoren für ihre Auffassung beigebracht haben, liegt außerhalb des Rahmens unserer Darstellung und fällt vollständig auf das Gebiet der vergleichenden Anatomie. Es kommt auch für den vorliegenden Zweck nur darauf an, die Definitionen für die im speciellen Teile vorkommenden Hartsubstanzen festzustellen und nach einheitlichen Prinzipien zu ordnen. Als Einteilungsprinzip verwenden wir dabei das Verhältnis der Weichteile zu den von ihnen ausgeschiedenen Hartsubstanzen.

System der mesodermalen Hartsubstanzen.

I. Verkalkte Bindesubstanz: Rein anorganische Salze werden im Bindegewebe ausgeschieden (Kalkplättchen des Selachierskeletts).

II. Echte Hartgewebe: Verkalkung unter Einlagerung des Kalkes innerhalb der organischen Substanz des Bindegewebes.

A. Ohne Einschlüsse:

1) mit feinsten Kanälchen, ohne nachgewiesenen Protoplasmaeinschluß, organische Substanz spärlich, an der Grenze beider Keimblätter als Ueberzug des Dentins entstehend: Vitrodentin (an Zähnen) und Ganoin (an Hautgebilden);
2) ohne Kanäle, im Mesoderm entstehend: osteoides Gewebe.

B. Mit Einschluß von Zellteilen:

1) mit eingeschlossenen Bindegewebsfibrillen, rein mesodermal entstehend: Lepidin (Schuppencement der niederen Vertebraten);
2) mit unter sich parallelen, für Protoplasmaausläufer bestimmten Röhrchen, welche senkrecht zu der Grenze zwischen Ektoderm und Mesoderm stehen, woran die einseitig wachsende Hartsubstanz ausgeschieden wird: Dentin (Zahnbein);
3) mit baumartig regelmäßig verzweigten Büscheln von Dentinröhrchen innerhalb exoskelettaler Hartgebilde: Kosmin (Schuppen der Ganoiden).

C. Mit Einschluß von Zellen, mesodermal entstehend:

1) mit eingeschlossenen, allseitig gerichteten Zellen: Knochen;
2) mit eingeschlossenen, der Oberfläche parallel gehenden, flächenhaft ausgebreiteten Zellen: Isopedin (Schuppenbasis von Ganoiden).

D. Mit Einschluß ganzer Pulpaabschnitte:

1) allseitig wachsendes, rein mesodermal entstehendes Hartgewebe, welches balkenartig die Pulpa durchzieht: Trabeculin (Trabeculardentin RÖSE, die größeren Massen der Fischzähne bildend);
2) einseitig wachsendes, Dentin, welches durch Faltung die Pulpa

zerklüftet: Plicidentin (Ganoiden- und Stegocephalenzähne);

3) einseitig wachsendes Dentin mit Einschluß ganzer Gefäße: Vasodentin (TOMES, Zähne der Gadiden);

4) einseitig wachsendes Dentin, welches die Pulpa an ihrer Peripherie in Röhren zerlegt: Porodentin (höhere Nager, Edentaten und Pinnipedier).

Diese verschiedenen Hartsubstanzen nehmen in sehr mannigfaltiger Weise am Aufbau der Hartgebilde teil. Dementsprechend ist auch ihre Entwickelung verschieden und in den Einzelheiten noch nicht durchgehends aufgeklärt. Innerhalb der niederen Wirbeltiere treten sie in weit größerer Mannigfaltigkeit auf; bei den höheren Wirbeltieren, von den Sauropsiden an aufwärts, sind nur wenige von ihnen von Bedeutung. In erster Linie das Dentin, dann der Knochen und das osteoide Gewebe, als extrem specialisiertes Dentin tritt alsdann bei Nagern und Edentaten das Porodentin auf den Platz. Alle anderen Formen gehören ausschließlich den Hartgebilden niederer Vertebraten an.

Seiner feineren Struktur nach ist das Dentin im engeren Sinne unter allen mesodermalen Hartsubstanzen am genauesten bekannt. WALKHOFF (1901) unterscheidet am fertigen Zahnbein folgende verschiedenen Gewebsformen: 1) Zahnfasern (TOMES'sche Fasern, WALDEYER 1871): Fortsätze der Odontoblasten, welche außerhalb der Dentinmasse liegen. 2) Zahnscheiden (NEUMANN'sche Scheiden). Was speciell diese betrifft, so ist um ihre Deutung viel gestritten worden. Eine ausführliche Darlegung der Kontroverse um sie hat erst neuerdings WALKHOFF gegeben, und so können wir uns darauf beschränken, sein wichtigstes Resultat wiederzugeben. Die Zahnscheiden sind sekundäre Bildungen im Dentin, welche eine Uebergangsform in die verkalkte Zahnbeingrundsubstanz darstellen. 3) Die Intercellularsubstanz ist nach VON EBNER von feinen Fibrillen durchzogen, welche vorwiegend in der Längsrichtung des Zahnes verlaufen.

Als Cement bezeichnet man eine Hartsubstanz, die aus dem Bindegewebe auf das vorhandene Dentin, namentlich der Wurzeln höherer Vertebraten, abgelagert wird. Der Struktur nach besteht dieselbe aber aus Knochen oder osteoider Substanz, ist daher in unserer Uebersicht nicht besonders aufgeführt. Ferner wird sie von den echten integumentalen Hartsubstanzen dadurch unterschieden, daß sie regeneriert werden kann (BAUME 1882).

Der chemischen Zusammensetzung nach ist von den mesodermalen Hartsubstanzen, abgesehen vom Knochen, das Dentin der höheren Tiere ebenfalls am genauesten untersucht; wie weit die für dasselbe aufgestellten Analysen auch für die Hartsubstanzen der niederen Tiere gelten können, ist einstweilen nicht zu entscheiden.

Die organische Grundlage des Dentins ist das Collagen, das in den erhärteten Bindesubstanzen allgemein eine wichtige Rolle spielt, es ist eine leimgebende Substanz von komplizierter chemischer Zusammensetzung und geht durch Wasserentziehung aus der Gelatine hervor. Wahrscheinlich nimmt auch Elastin am Aufbau, besonders der NEUMANN'schen Scheiden teil. Diese organischen Substanzen betragen insgesamt ca. 28 Proz. des Dentins. Nach COHN besteht normales Zahnbein aus folgenden Bestandteilen:

Wasser	4,27	Proz.
organische Substanz	28,39	„
phosphorsaurer Kalk	52,90	„
kohlensaurer Kalk	12,93	„
phosphorsaure Magnesia	1,08	„

Ueber die chemische Konstitution der einzelnen anorganischen Bestandteile gehen die Meinungen der Autoren auseinander; hier ist nicht der Ort, darauf näher einzutreten.

Für das Cement ist die chemische Zusammensetzung nach v. BIBRA ähnlich wie für das Dentin.

3. Die Verbindung zwischen ektodermalen und mesodermalen Hartsubstanzen.

Die Art, wie sich die mesodermalen und ektodermalen Hartsubstanzen miteinander verbinden, ist eine sehr verschiedene. Gegen die Cement- und Schmelzgrenze hin weichen die Dentinkanälchen auseinander und verzweigen sich mehr oder weniger reichlich. Nach C. TOMES (1898) treten sie in ein Lückensystem über, die sogen. Interglobularräume; diese sind aber nach WALKHOFF (1901) vielmehr als unverkalkte Grundsubstanz aufzufassen, durch welche das Dentinkanälchen hindurch bis an die Schmelzgrenze vordringt. Bei menschlichen Zähnen ist die Begrenzung zwischen Schmelz und Dentin durch halbkreisförmige Ausschnitte gebildet. An dieser Grenzlinie brechen dann die Dentinkanälchen plötzlich ab. Höchstens einzelne ragen noch in den Schmelz hinein. Dagegen dringen die Dentinkanäle bei Wiederkäuern, Raubtieren, Affen, Beuteltieren (J. TOMES), sodann bei manchen Fischen in den Schmelz vor, ohne sich dabei an den Verlauf der Prismen zu halten. Die Grenze zwischen beiden Hartsubstanzen wird deswegen nicht verwischt.

Für weitere Einzelheiten über die Histologie der Zahngewebe sei hier auf die zusammenfassenden Arbeiten von WALDEYER (1871), v. EBNER (1899), C. TOMES (1898) und WALKHOFF (1901) verwiesen. Die Histogenie von Schmelz und Dentin soll bei der Entwickelung des menschlichen Gebisses p. 412 besprochen werden.

4. Die Verteilung der Hartgebilde am Körper.

Als Ort des Vorkommens von Hartgebilden haben wir oben die gesamte Körperoberfläche und die Mundhöhle namhaft gemacht. In den phylogenetischen Anfangsstadien ist eine scharfe Trennung zwischen mesodermalen Hartsubstanzen der Oberfläche des Körpers und solchen der Tiefe nicht durchzuführen, da sich weder die abscheidenden Elemente noch die abgeschiedene Substanz wesentlich unterscheidet. Nach dieser Seite hin ist also die Abgrenzung eine rein konventionelle, wofern nicht der Ueberzug des integumentalen Hartgebildes mit Schmelz als entscheidend betrachtet wird. Fernerhin sind die integumentalen Hartgebilde nur auf denjenigen Teilen der Körperoberfläche anzutreffen, welche nicht durch Sinnesorgane oder Mündungen innerer Organe eine Veränderung erfahren haben. Man nimmt gewöhnlich an, die Fähigkeit zur Produktion integumentaler Hartbildungen reiche so weit, als das Ektoderm in die Mundhöhle sich fortsetzt. RYDER aber (s. C. TOMES 1898) behauptet, die Zähne auf den Kiemenbogen der Fische liegen nicht mehr im Bereich dieser

ektodermalen Einstülpung. Daher komme die Fähigkeit zur Zahnbildung auch dem Entoderm zu.

C. Die verschiedenen Stufen der Gebißentfaltung innerhalb der Wirbeltiere.

Innerhalb der Wirbeltierreihe nun gestaltet sich das Vorkommen von Hartgebilden überaus verschieden. Schon oben wurde erwähnt, daß Integument und Mundhöhle untereinander sich verschieden verhalten. Während auf jenem die Entwickelung von Hartgebilden schon früh (bei Amphibien und Reptilien) erlischt und erst sekundär wieder aufflackert (s. Säugetiere), hält die Fähigkeit zur Produktion von Hartgebilden in der Mundhöhle viel länger vor und erleidet entsprechend der physiologischen Vervollkommnung der Zähne Modifikationen, deren wichtigste stammesgeschichtliche Typen noch näher zu betrachten sind.

1) Im ursprünglichsten Stadium produziert die Mundschleimhaut allein allerorts Zähne, die den Placoidschuppen in Bau und Entwickelung ähnlich sind, unregelmäßig stehen und nach Bedarf ersetzt werden können (Mundschleimhautzähne der Selachier).

2) Auf einem zweiten Stadium weichen die Schuppen der Mundhöhle von denen des Integuments durch Größe und Lokalisierung auf gewisse, von tief liegenden mesodermalen Hartbildungen abhängige Stellung ab. Nach Maßgabe der Größe wird die Entwickelung des Zahnes von der Oberfläche der Schleimhaut etwas in die Tiefe verlegt, und es bildet sich zwischen der Mundschleimhaut und dem Schmelzepithel ein epithelialer Verbindungsstrang, den man als Zahnzapfen bezeichnet (größere Zähne der Knochenfische).

3) Als drittes Stadium ist der Fall zu betrachten, wo die Zähne in Anpassung an ihre Funktion sich der äußeren Form nach vollständig entfernen, in bestimmten Reihen stehen, die sich streng an einen unterliegenden Knorpel anschließen, wo der Zahnersatz in regelmäßigen Intervallen vor sich geht, und zwar nicht mehr bloß von einzelnen Epithelzapfen aus, sondern von einer zusammenhängenden Falte des Epithels, welche ins Mesoderm eingesunken ist, der Zahnleiste. So entstehen gemeinsam funktionierende Zahngenerationen (Dentitionen: primitives Kiefergebiß der Selachier).

4) Auf einem vierten Stadium ist die Zahl der gleichzeitig in Funktion tretenden Zahnreihen eine beschränkte geworden, zugleich hat sich der Einzelzahn vervollkommnet und seine Entstehung ist noch mehr ins Mesoderm hinab verlegt. Der Zahnersatz geschieht nicht mehr von einer faltenartigen, sondern einer gitterartig durchbrochenen Zahnleiste aus. Hand in Hand damit hat sich ein Schmelzorgan (vergl. p. 410) ausgebildet, von dem aus der Einzelzahn entsteht. (Spätere Generationen der Krokodilzähne.) Auch findet hier stets noch während des ganzen Lebens Zahnersatz statt, ein Zustand, den man als Polyphyodontie bezeichnet.

5) Aus diesem Gebißtypus entwickelt sich ein solcher mit nur wenigen Generationen von Einzelzähnen zu Beginn der Lebensdauer (Oligophyodontie), mit rudimentärem oder fehlendem Gaumengebiß und mit einer über die Unterkieferreihe übergreifenden Oberkieferbezahnung, unter Beibehaltung der übrigen auf vorigem Stadium erworbenen Vervollkommnungen (manche Eidechsen).

6) Sechstens wird die Zahl der Zahngenerationen auf zwei beschränkt unter fortschreitender Vervollkommnung der Einzelzähne, die unter sich nach der Funktion verschieden sind (Diphyodontie). Man bezeichnet diese beiden Zahngenerationen als lakteales oder Milch- und permanentes oder Ersatzgebiß. Von den ihnen vorangehenden und nachfolgenden Generationen sind Spuren erhalten, die man als prälakteale und postpermanente Dentition bezeichnet (primitives Säugetiergebiß).

7) Von diesem Stadium bildet sich ein weiteres heraus, bei dem nur noch eine Zahngeneration von zumeist unter sich ähnlichen Zähnen zur Ausbildung gelangt, sei es daß dieselben in größerer Anzahl oder nur einzeln auftreten (Monophyodontie). Damit in Verbindung greift eine weitere Erscheinung Platz, das Dauerwachstum von einzelnen Zähnen (zahlreiche Wale, Nager und Edentaten).

8) Endlich kann die Zahnbildung völlig erlöschen. Hierbei treten wohl noch Rudimente von Einzelzähnen oder Zahngenerationen auf, aber nicht immer. Zahnlosigkeit (Anodontie) ist stets eine terminale Erscheinung, nie primitiv; doch können wir nicht nachweisen, daß zahnlose Wirbeltiere alle die möglichen Entwickelungs- und Rückbildungsstufen durchlaufen haben oder durchlaufen müssen, die das Zahnsystem in seiner Gesamtheit aufweist. Zahnlos sind unter den Fischen die Lophobranchier, die meisten erwachsenen Knorpelganoiden, unter den Amphibien die Kröten, zahlreiche fossile Sauropsiden innerhalb der verschiedensten Stämme, sowie unter den lebenden die Schildkröten und Vögel, unter den Säugetieren die erwachsenen Monotremen, viele Edentaten, die Endformen der Sirenen (Rhytina) und Wale (Bartenwale).

Das speciell mit der Bildung des Zahnes betraute Schmelzorgan hat in den letzten Stadien erhebliche Veränderungen erlitten. Im einen Fall, wo es einen Dauerzahn zu produzieren hat, wird es selbst zu einer dauernden Einrichtung (s. p. 405). In allen Fällen dagegen, wo Rückbildung eines Einzelzahnes oder einer ganzen Generation stattfindet, bleibt es an Größe zurück und giebt seine Differenzierung auf, um zu einem unbedeutenden Epithelvorsprung herabzusinken.

Aus dieser Uebersicht geht hervor, daß:

1) der Prozeß der Zahnbildung, der anfänglich während des ganzen Lebens andauerte, successive in die Embryonalperiode zurücktritt;

2) der Ort der Zahnbildung, der anfänglich sich über die ganze Mundhöhle erstreckte, ja vielleicht noch auf das Entoderm ausdehnte, immer mehr beschränkt wird, zuerst auf einzelne Bezirke der Mundhöhle, dann ausschließlich auf die Kieferschleimhaut und schließlich nur noch auf einzelne Teile derselben;

3) der Modus des Zahnersatzes ursprünglich unregelmäßig auf den Einzelzahn beschränkt und zufällig, allmählich geordnet wird und periodisch (in Generationen oder Dentitionen) von statten geht;

4) daß an Stelle der zahlreichen Hartgebilde mit diffuser Funktion nach und nach eine geringere Anzahl mit höherer und bestimmterer Funktion gesetzt wird.

5) Kompliziertere mesodermale Hartsubstanzen machen einfacheren, aber solideren Platz, einfachere Strukturen der ektodermalen bei niederen Vertebraten komplizierteren bei den höheren. Demgemäß weicht ein primitiver Modus der Bildung eines einzelnen Hartgebildes auch einem komplizierteren und an histologische Sonderungen geknüpften, wie wir ihm bei den höheren Wirbeltieren begegnen.

Erst von diesen allgemein anatomischen Thatsachen aus werden die speciellen der Embryologie verständlich. Ebenso aber auch, daß die Zahnentwickelung eine verschiedene Bedeutung für die Systematik der niederen und der hohen Vertebraten besitzt, und zwar, daß diese Bedeutung zunimmt, je mehr wir uns Endzuständen innerhalb der Wirbeltiergruppen nähern.

II. Die Entwickelung der Hartgebilde des Integuments.

A. Die Schuppen der Fische und ihre Modifikationen.

1. Die Entwickelung der Placoidschuppen.

Von den mannigfachen Hartgebilden der Haut, die bei den Fischen anzutreffen sind, betrachten wir die placoide Beschuppung der Selachier mit GEGENBAUR und O. HERTWIG (1874) als die primitivste. Aber wir gehen insofern von dem durch die Untersuchungen klassisch gewordenen Material ab, als nicht mehr heute lebende Selachier zum Ausgangspunkt für unsere Betrachtungen über den Bau der Schuppe gewählt werden können, da fossile uns viel ursprünglichere Zustände enthüllen. Für das Studium der Ontogenie der Placoidschuppen bleibt uns freilich nichts anderes übrig, als uns an die noch lebenden modifizierten Formen zu halten, auf deren weitgehende Abweichung von ursprünglichen Zuständen schon GEGENBAUR aus rein theoretischen Gründen hingewiesen hat, lange ehe primitive Placoidschuppen bekannt wurden.

Nachdem bereits PANDER und eine ganze Reihe späterer Fischpaläontologen uns mit dem Bau der Schuppen der Cölolepiden und Acanthodiden vertraut gemacht hatten, war es ROHON (1889), der auf die genetische Bedeutung dieser Gebilde hinwies. Bei den Acanthodiern bestehen die winzigen Schuppen aus einem quadratischen, allseitig abgerundeten auf der Unterseite hohlen Korn. Ebenso bei den Coelolepiden (Fig. 209). Doch ist hier die Oberfläche nicht rundlich gewölbt, sondern caudalwärts stumpf zugespitzt und oberwärts mit einigen schwachen, nach der stumpfen Spitze hin gerichteten Längsleisten versehen. Mit ihrer Kuppe ragt die Placoidschuppe aus der Haut heraus; wo sie in diese eintritt, ist sie etwas verschmälert, um sich mit dem tiefer in der Haut steckenden Teil wieder zu verbreitern. Von der Unterseite dringt eine weite, an ihrem Eintritt nur wenig verengerte Höhlung in dieses Hartgebilde. Man unterscheidet demnach: Schuppenspitze, Hals und den unter ihm befindlichen Teil als Basis. Die Höhle wird als Pulpahöhle bezeichnet, da sie denjenigen Anteil des Mesoderms enthält, welcher als Bildungs- und Ernährungsorgan der Placoidschuppe dient, die Pulpa. Während in diesen äußeren Formverhältnissen die Schuppen der niederen Selachier von denen der höheren nicht wesentlich verschieden sind, weist besonders die

Struktur der Hartsubstanz einen sehr primitiven Bau auf. Schuppenspitze und Hals sind von einem stark lichtbrechenden dünnen Ueberzug bekleidet, dem Schmelz. Die Hauptmasse der Schuppe aber besteht aus Dentin, an dem sich folgende Struktureinzelheiten unterscheiden lassen. Einmal zeigt das Dentin Schichtungsstreifen, Bänder von abwechselndem Lichtbrechungsvermögen, welche der Oberfläche der Pulpahöhle parallel verlaufen. Dann aber dringen von der Oberfläche der

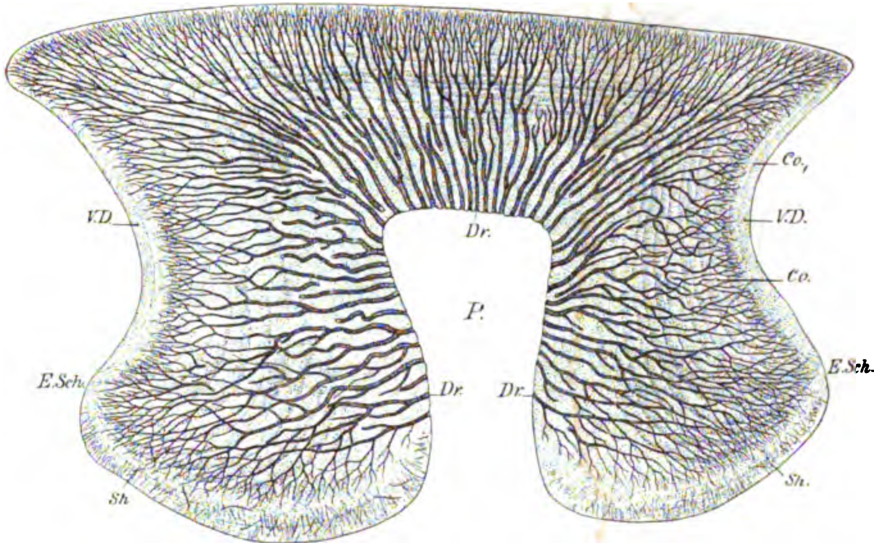


Fig. 209. Placoidschuppe von Thelolepis. *P* Pulpa. *Dr* Dentinröhrchen. *VD* Vitrodentin. *Co* u. Co_1 Konturlinien im Zahnbein. *Sh* Kanäle der zur Basis verlaufenden Bindegewebsfibrillen (SHARPEY'schen Fasern). Mittlere Vergrößerung. Nach RÖSE.

Pulpahöhle radiäre Kanäle ins Innere des Dentins, um sich in ihm baumartig mehrfach zu verzweigen und sich in feinste Ausläufer aufzulösen. Es sind dies die Dentinkanäle; von ihnen werden alle äußerlich unterscheidbaren Teile der Schuppe in gleicher Weise durchzogen. Doch hat BAUME darauf aufmerksam gemacht, daß die mesodermale Hartsubstanz vielfach auf einer Stufe stehen bleibt, die dem osteoiden Gewebe näher kommt als dem Dentin. Ergänzen wir dieses Bild einer primitiven Placoidschuppe, wie sie bisher bloß bei fossilen Selachiern nachgewiesen wurde, durch dasjenige, welches uns O. HERTWIG (1871) von der Schuppe eines lebenden Selachiers (Mustelus vulgaris) entwirft.

Die Cutis der Selachier besteht aus übereinander liegenden Bindegewebslamellen, deren jede aus einer Schicht parallel gerichteter Fibrillen besteht. Die größeren Komplexe dieser Fibrillen kreuzen sich gegenseitig unter rechtem Winkel und unter 45° zur Längsachse des Tieres. Senkrecht zu diesen einander durchflechtenden Bindegewebszügen steigen in der Richtung gegen die Körperoberfläche isoliert verlaufende Fibrillenbündel auf, deren noch weiterhin zu gedenken ist. Zwischen all diesen Faserzügen finden sich zerstreut Cutiszellen. Ueberdeckt wird die Cutis von einer mehrschichtigen

Epidermis, deren untere Zelllagen cylindrisch, deren obere kubisch oder pflasterartig sind. In diesen Boden sind die Placoidschuppen eingesenkt. Sie haben sich bei den lebenden Selachiern insofern

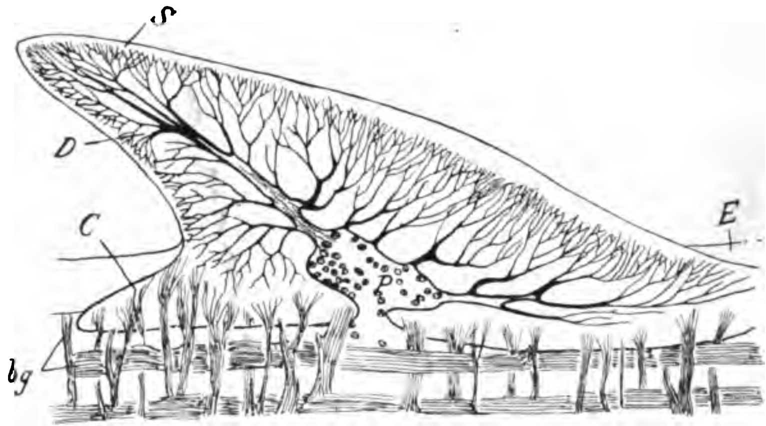


Fig. 210. Sagittalschnitt durch eine Placoidschuppe von Scymnus lichia. *E* Epidermis. *S* Schmelz. *D* Dentin. *C* Basalplatte. *bg* Bindegewebsfibrillen der Cutis, in Bündeln angeordnet. P Schuppenpulpa. Ca. 90 fach vergr. Nach O. Hertwig.

differenziert, als der Hals enger geworden ist. Dadurch tritt die Schuppenspitze deutlicher hervor. Die bei niederen Selachiern hohlkegelartige Basis verbreitert sich zu einer mehr oder weniger quadratischen Basalplatte und die dort weite Pulpahöhle erfährt hier durch die Verbreiterung der Basalplatte eine Verengerung ihrer Mündung. Mit diesen äußeren Veränderungen der Placoidschuppe hat sich auch das histologische Bild geändert. Die Hauptmasse der Placoidschuppe besteht zwar auch aus Dentin, welches von zahlreichen Kanälen durchzogen ist; aber die Verzweigungen sind nicht mehr parallel gerichtet, und sie fließen nach der Pulpahöhle hin in einige stärkere Röhren zusammen. Auch die Schichtungsstreifen fehlen nicht. Dagegen hat die Basis mit ihrer Umwandlung in eine Platte auch eine Veränderung ihrer ursprünglich dentinartigen Struktur erfahren. Sie besteht aus einer homogenen Grundsubstanz, die allmählich in das Dentin übergeht. In sie treten die oben erwähnten, senkrecht aufsteigenden Bindegewebsfibrillen ein und dienen so zur Befestigung der Schuppe. Die Pulpahöhle öffnet sich durch einen langen vertikalen Gang, der die Basalplatte durchbricht, nach unten. Sie enthält ein zellenreiches, blutgefäßführendes Bindegewebe. Ihre Oberfläche ist von dicht gedrängten Zellen besetzt, deren einige starke Ausläufer in die oben beschriebenen Dentinröhren senden, die sich wie diese verzweigen. Diese Zellen sind auch bei der Schuppe als Odontoblasten zu bezeichnen. Die Schuppenspitze ist mit einer Rinde bedeckt, in welche die Dentinröhrchen nicht eindringen. Diese Rinde ist glatt, hart, glasglänzend und stark lichtbrechend. Sie unterscheidet sich vom Dentin dadurch, daß sie sich in konzentrierter Salzsäure mit ganz geringem Rückstand auflöst, während sie bei schwachem Säurezusatz als milchweißer Ueberzug erhalten bleibt. Diese Substanz

deutet O. HERTWIG als Schmelz, obschon sie die für den Schmelz der Zähne charakteristische Prismentstruktur nicht erkennen läßt. Ueber ihr findet sich ein Schmelzoberhäutchen. Die Placoidschuppe unterliegt den mannigfaltigsten Modifikationen, schon innerhalb eines und desselben Schuppenkleides, noch mehr innerhalb der ganzen Ordnung der Selachier. An solchen seien hier nur erwähnt: die großen Einzelschuppen der Rochen, die sternartigen, oft miteinander innig verbundenen Platten von Echinorhinus, die haarartigen Schuppen von Spinax, die buckelartigen Schuppen der Rhinobatiden. Als besonders extreme Umbildungen der Placoidschuppe erscheinen die Flossenstacheln, deren noch ausführlicher zu gedenken ist.

Die Entwickelung der Placoidschuppen verläuft nach O. HERTWIG und KLAATSCH (1890) folgendermaßen:

Bei einem Scymnusembryo von 17 cm Länge zeigen sich die ersten Veränderungen, die in der Folge zur Schuppenbildung führen. Es entsteht eine leichte Vorwölbung der Epidermis. Zugleich verändert sich deren basale Schicht und zwar so, daß die in der übrigen Epidermis kubischen Zellen im Bereiche der Schuppenanlage sich senkrecht zur Basis strecken; außerdem nimmt auch die Zahl der über ihnen liegenden Zellschichten etwas rascher zu. Unter der also veränderten Epidermis sammeln sich die Cutiszellen dichter an und färben sich lebhafter. Gleichzeitig wölbt sich diese gesammte Papille lebhaft gegen die Epidermis vor. Nun macht sich auf etwas späteren Stadien eine Sonderung der Cutispapille bemerkbar: der äußere Teil besteht aus kleineren rundlichen Elementen, die rasch an Zahl zunehmen. Sein höchster Punkt verschiebt sich nach und nach caudalwärts. Aus diesen Zellen wird die Schuppenspitze ausgeschieden. Der basale Teil der Cutispapille nimmt weniger lebhaft zu, seine Elemente richten sich der Oberfläche parallel; ihm verdankt die Basalplatte ihre Entstehung. Nachdem nun die Form der Placoidschuppe in zelligen Elementen angelegt ist, erfolgt die Abscheidung der Hartsubstanzen. Es erscheint der Schmelz als eine kontinuierliche homogene Lage an der Unterseite der basalen Epidermiszellen, welche, wenn sie ihn ausgesondert haben, sich wieder verkürzen. Gleichzeitig haben sich die oberflächlichsten Elemente der Cutispapille vergrößert und, zu einer besonderen Schicht angeordnet, von den übrigen differenziert. Sie scheiden nun eine dem Schmelz dicht anliegende homogene Schicht aus, welche sich von ihm durch eine unregelmäßig gezackte Linie abhebt. Erst jetzt lagern sich in dieser Schicht Kalksalze ab, sie wird zum Dentin. Das zellige Material des basalen Teiles der Cutispapille sondert die Basalplatte aus. Erst später findet die Ausscheidung der Bindegewebsfibrillen statt, die zur Befestigung der Schuppe dienen, Hierbei ist bemerkenswert, daß die Basalplatte allseitig von den sie bildenden Bindegewebszellen umlagert wird und daß also die von ein-

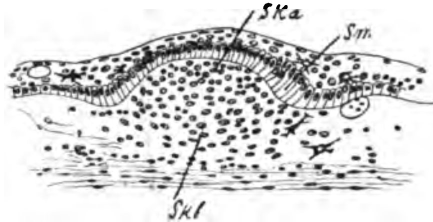


Fig. 211. Anlage einer Placoidschuppe *Sm* Schmelzmembran in der Epidermis. *Ska* Spitzenteil der Cutispapille. *Skb* Basalteil der Cutispapille. Ca. 150-fach vergrößert. Nach KLAATSCH.

seitig verzweigten Röhren durchzogene Dentinsubstanz ihre Struktur dem engen Anschluß an die Epidermis verdankt.

War bisher die Schuppe unter der Epidermis verborgen, so beginnt sie jetzt mit der Spitze dieselbe zu durchbrechen. Der Hartsubstanzmantel, der die Cutispapille umgiebt, verdickt sich. Der obere

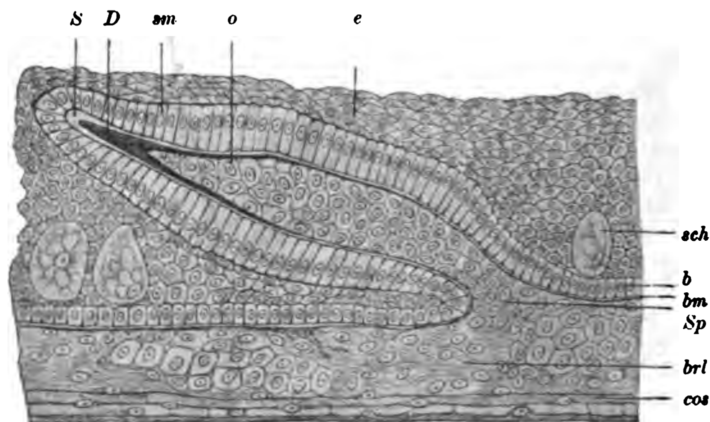


Fig. 212. Längsdurchschnitt durch eine ältere Anlage einer Placoidschuppe *e* Epidermis. *b* Basalschicht ihrer Zellen. *bm* Basalmembran. *sch* Schleimzellen. *brl* Bindegewebslamellen der unteren Cutis. *cos* Obere Cutisschicht. *Sp* Cutispapille der Schuppe. *O* Odontoblasten. *D* Dentin. *S* Schmelz. *Sm* Schmelzmembran. 120-fach vergr. Nach O. HERTWIG.

Teil der Pulpahöhle verschmälert sich zu einer Röhre, in welcher die obersten Odontoblasten sitzen. An der frischen Schuppe zeigt die Oberfläche eine polygonale Felderung, welche auf den ursprünglichen Ueberzug mit dem Schmelzepithel zurückgeht. Die Basalmembran der Epidermis wird zum Schmelzoberhäutchen.

Ueber den Modus der Hartsubstanzbildung liegen keine einwandfreien Beobachtungen vor. Man hat die Frage aufgeworfen, ob das Dentin durch Umwandlung eines Teiles des Odontoblastenkörpers entsteht, oder ob es einfach von diesem ausgesondert wird. Für letzteres scheinen die Schichtungsstreifen im Dentin zu sprechen. Für Umwandlung der Schmelzzellen im Schmelz spricht die Abnahme der Schmelzzellen an Höhe nach Maßgabe der Schmelzablagerung. Anderseits sieht man keine Verkalkung in den Schmelzzellen auftreten, sondern bloß im Schmelz selbst. Dieser zeigt denn auch keine Spur einer zelligen Zusammensetzung, fernerhin wird ja die Basalmembran der Schmelzzellen nachträglich auf dem Schmelz liegend gefunden. Daraus ergiebt sich als das Wahrscheinlichere, daß der Schmelz wenigstens bei der Placoidschuppe ein Absonderungsprodukt ist.

Nach BAUDELOT (1873), hat schon STEENSTRUP (1861) darauf hingewiesen, daß, während bei den Teleostomen die Schuppen persistieren, bei den Selachiern ein beständiger Wechsel stattfindet. Wahrscheinlich entsteht auch bei den größeren Haien ein großer Teil der Schuppen erst im späteren Leben. Für die riesige Myliobatis bovina kann ich konstatieren, daß sie bei mehreren Metern Breite eine von kleinen Schuppen bedeckte Occipitalgegend besitzt, während Exemplare von etwa einem Meter Breite noch solcher Hautgebilde entbehren.

Bei den Holocephalen älterer Formationen ist noch ein beträchtlicher Teil des Schuppenkleides erhalten, der in älteren Entwickelungsstadien der lebenden wiederkehrt (A. DUMERIL 1863); während die Holocephalen im erwachsenen Zustand sonst nur an den Begattungsorganen modifizierte Placoidschuppen beibehalten, sind nach einem mir freundlichst gewährten Einblick in eine demnächst erscheinende Arbeit von SCHAUINSLAND bei älteren Embryonen von Callorhynchus fast typische Placoidschuppen auch in der Occipitalgegend reihenweise vorhanden und über den ganzen Kopf zerstreut. Nach SCHAUINSLAND's Untersuchungen über den mikroskopischen Bau dieser Gebilde dürften sie diejenigen Placoidschuppen sein, welche abgesehen davon, daß sich Schmelz bei ihnen nicht nachweisen ließ, im Bau den oben erwähnten palaeozoischen Urformen am allernächsten stehen, indem auch bei ihnen die Dentinstruktur auf die Basalplatte übergreift, ganz so, wie es für Thelolepis geschildert wurde.

2. Die Entwickelung der Flossenstacheln der Selachier.

Schon HANNOVER (1868) hat lebhaft betont, daß die Flossenstacheln bei den Selachiern homolog der Placoidschuppe seien. Diese Ansicht vertritt auch O. HERTWIG (1873). Ausführlichere entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen rühren indes erst von späteren Autoren her: BENDA (1882), MARKERT (1896), RITTER (1900); aus diesen geht hervor, daß es sich um sehr komplizierte und schwer zu verstehende Vorgänge handelt, deren Darstellung und Deutung die Autoren nicht gewachsen waren.

Die Gebilde, um die es sich handelt, sind offenbar sehr verschiedenartige. Stacheln können am Hinterhaupt auftreten (Xenacanthidae), an den Wangen (Menaspis), an der lang ausgezogenen Schnauze als Rostralstacheln (Pristis), zwischen Brust- und Bauchflossen oder an diesen selbst (Acanthodier), vor den Unpaarflossen des Rückens (Spinacidae, Cestracionidae), hinter den Rückenflossen (Centrobatidae JAEKEL), endlich an den Kopulationsorganen. Von all diesen verschieden gestellten und gebauten Stacheln sind bisher auf ihre Entwickelungsgeschichte hin nur die der Rückenflossen untersucht worden. Von vornherein macht sich bei diesen der Unterschied geltend, daß die Rückenstacheln der Centrobatiden ersetzt werden, während für die der Spinaciden und Cestracioniden kein Ersatz stattfindet.

Bei Acanthias vulgaris besitzt ein Flossenstachel folgende Struktur. Schmelz liegt dem über die Haut hervorragenden Teile nur an seiner Vorderfläche auf. Die größte Masse des Stachels besteht aus Dentin, und zwar sind mehrere Schichten, deren Dentinröhrchen bald centripetal, bald centrifugal verlaufen, zu unterscheiden. Die Pulpa ist größtenteils von einem Knorpelstab ausgefüllt, der an der Basis der Rückenflosse entspringt. Die Entwickelung dieser Gebilde scheint vor derjenigen der Placoidschuppen ihren Anfang zu nehmen; denn auf dem ersten von MARKERT abgebildeten Stadium zeigt sich die Epidermis in der Umgebung noch sehr indifferent, während sich von ihr bereits ein im Querschnitt halbmondförmiger Epithelzapfen tief ins Mesoderm eingesenkt hat. Das vordere Blatt dieses Zapfens besteht noch aus kubischen Epithelzellen, das hintere aus einer typischen Ameloblastenschicht. Auch im Mesoderm sind bereits Differenzierungen vorhanden, und zwar zwei Platten von fibrösem Bindegewebe, sowie die erste Anlage des Pulpaknorpels. Erst spät durchbricht der also vor-

gebildete Stachel die Oberhaut. Vorerst verdickt sich die Schmelzlage; zwischen sie und das Dentin wächst Pigment hinein. Von den beiden Bindegewebsplatten legt sich die hintere, einen Halbcylinder bildend, um den Knorpel herum, die vordere biegt sich über die Ränder der hinteren hinweg, bildet beidseitig Hohlkanten, deren Ränder in der Medianebene auf der hinteren Platte verschmelzen. Jetzt erst lagern sich in diesen Platten Kalksalze ab, und an die Stelle des fibrösen Bindegewebes tritt modifiziertes Dentin. Die höchst komplizierten Entwickelungsvorgänge verdienen jedenfalls noch nähere über mehrere Selachier sich erstreckende Untersuchungen.

3. Die Entwickelung der Schuppen der Teleostomen.

Von der großen Mannigfaltigkeit an Hautverknöcherungen, wie wir sie bei Ganoiden und Teleostiern vorfinden, können wir nur wenige in ihrer Entwickelung verfolgen, die uns zufälig erhalten sind.

a) Ganoiden. Bei Lepidosteus beginnen nach NICKERSON (1893) die Schuppen an Embryonen von 14,5 cm aufzutreten; bei 18 cm ist beinahe das ganze Tier nach KLAATSCH (1890) mit Schuppen versehen, doch finden sich am Bauche Stellen, wo die Schuppen erst in der Entwickelung begriffen sind. An der Epidermis ist keine basale Schicht besonders deutlich. In der Cutis entstehen ebenfalls Fibrillenbündelsysteme, von denen besonders das senkrecht aufsteigende ausgeprägt ist. Die ersten Anlagen der Schuppen bilden dünne Lagen von Hartsubstanz in der äußeren Cutisschicht, immerhin in beträchtlichem Abstand von der Epidermis. Der Kontur der ersten Schuppenlage ist noch kein rhombischer, sondern kreisrund. Ihr Mittelpunkt ist durchbrochen von Blutgefäßen, die auf die äußere Oberfläche der Schuppe treten. Die ganze Oberfläche der Hartsubstanzplatte, die sich später in Knochengewebe verwandelt, ist mit großen Cutiszellen, die als Skleroblasten zu betrachten sind, bedeckt. Diese Elemente werden später in die Hartsubstanz einbezogen. Die an der Basis der Schuppen gelegenen Cutiszellen sondern Bindegewebsfasern aus, welche in der Folge in die Schuppe aufgenommen werden. Aus diesen gehen auch die soliden Bänder hervor, welche später die Elemente des Schuppenkleides unter sich verbinden. Jetzt erst nähert sich die Schuppenanlage der Epidermis; gegen diese wachsen aus den außerhalb der Anlage gelegenen Schichten des Bindegewebes Papillen ein, deren Zahl auf einer großen Schuppe 30—40 beträgt. Ueber den Papillen nimmt die Basalschicht der Epidermis deutlich die Beschaffenheit eines Schmelzepithels an und sondert wirklich auch ein dünnes Hütchen von Schmelz- über der Papillenspitze aus. Daran schließt sich die Bildung eines Dentinkegels über den Zellen der Papille; doch enthält dieses Dentin nur wenige Röhrchen. Jetzt erst tritt der Dentinkegel mit der unterliegenden Platte in direkte Verwachsung, aber die Zellmassen im Innern des Kegels bleiben noch durch eine Oeffnung mit dem übrigen Bindegewebe in Verbindung. Schließlich verschmelzen auch noch die Hartgebilde der einzelnen Kegel untereinander. So entsteht eine Schicht, welche sich durch das Fehlen von eingeschlossenen Bindegewebszellen von der unter ihr gelegenen unterscheidet; sie wurde seiner Zeit von WILLIAMSON (1849) als Ganoin bezeichnet, von anderen Autoren als Schmelz. Später stumpfen sich die Zähnchen vollständig ab und es bildet sich die gelenkige Verbindung der Schuppen aus. In Ergänzung hierzu ist zu bemerken, daß NICKERSON insofern von

KLAATSCH abweicht, als nach ersterem das Ganoin erst nachträglich als Ueberzug der von KLAATSCH so benannten zellenlosen äußeren Hartsubstanz auftritt.

b) Teleostier. Die Mehrzahl der Arbeiten über Teleostierschuppen schildert die zahlreichen Modifikationen lebender und fossiler ausgewachsener Formen. Ueber die Entwickelungsgeschichte liegen relativ wenige Beobachtungen vor.

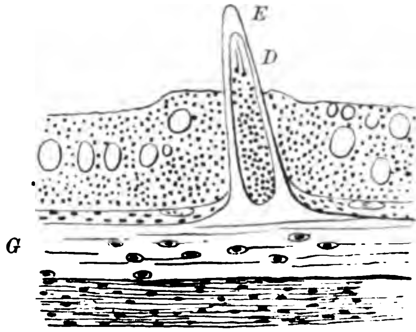


Fig. 213. Fertiges Schuppenzähnchen von Lepidosteus 18 cm. *E* Schmelz. *D* Dentin. *G* oberflächliche Hartsubstanz der Schuppe. Vergr. 120-fach. Nach KLAATSCH.

VOGT (A. L. III. 1842) weist darauf hin, daß das Schuppenkleid bei Salmoniden relativ spät auftritt. RYDER (1878/79) ging den mechanischen Bedingungen in der Anordnung des Schuppenkleides nach. Die Schuppenreihen entsprechen ihm zufolge den Myomeren und entstehen in Bezirken der Haut, die in ihrer Abgrenzung mit diesen zusammenfallen. Die Somiten sind dorsal und ventral von der Mitte der Seite so angeordnet, daß sie eine caudalwärts gerichtete Spitze bilden. Dadurch kommt eine Kreuzung des Zuges zwischen den dorsalen und ventralen Abschnitten der Somiten zu stande, und durch diese Zuglinien wird die Oberfläche des Integuments in rhombische Felder zerlegt. Danach richtet sich wiederum die Stellung der Schuppen. Auf ein Myomer können auch mehrere Schuppenreihen entfallen. Nach KLAATSCH (1890) und USSOW (1877) machen sie sich im embryonalen Leben an den beiden vorderen Seitenflächen des Rumpfes bemerkbar, und von diesen Stellen schreitet ihre Entwickelung allseitig vor. Salmoniden und Cyprinoiden wenigstens stimmen hierin überein. Eingehendere Angaben über die Entwickelung der Teleostierschuppe finden sich bei B. HOFER (1890) und KLAATSCH.

Forellenembryonen beginnen erst ihre Schuppen auszubilden, wenn sie gegen 3 cm Länge erreicht haben. Vorher wird die Haut von einer dünnen Epidermis und einer relativ sehr dünnen Cutisschicht gebildet, deren Lamellen bis dicht unter die Epidermis reichen. An gewissen Stellen beginnen sich nun die Cutiszellen lebhafter zu teilen und großkernige Elemente auszusondern, welche sich ansammeln, um eine leicht nach der Epidermis vorgewölbte Papille zu bilden. Die Oberfläche der Epidermis ist auf diesem Stadium noch glatt. Im weiteren Verlaufe ordnen sich die Zellen der Papille so an, daß sie eine ovale Scheibe bilden, deren Mitte aus zwei übereinander liegenden Zellschichten gebildet wird, während an der Peripherie sich etwa drei bis vier Zelllagen ansammeln. Alsdann bohrt sich der gesamte Zellhügel caudal tief in die Epidermis ein. Jetzt beginnen sich Veränderungen in der Schmelzmembran geltend zu machen. Ihre Zellen nehmen wie bei der Bildung der Placoidschuppen Cylinderform an, sondern aber keinen Schmelz aus und verfallen im weitern Verlauf einer regressiven Metamorphose. Die Schmelzmembran tritt also hier noch als rudimentäres Organ auf (HOFER; von KLAATSCH bestritten). Unterdessen tritt zwischen

den beiden über die ganze Anlage der Schuppe sich erstreckenden Schichten der Cutispapille eine dünne Lage stark lichtbrechender Substanz auf: die nachmalige Hartsubstanz der Schuppe. Es lockert sich die Verbindung der Skleroblasten und der übrigen Cutiszellen, und es bildet sich auch durch die beträchtliche Ausdehnung, welche das sich entwickelnde Organ annimmt, und die bereits vorher angebahnte Schrägstellung die dachziegelartige Deckung (Imbrikation) aus. Die Lockerung in der Cutis ist so weit fortgeschritten, daß eine Schuppentasche bemerkbar wird. Diese entsteht dadurch, daß „einmal die Schuppe durch wucherndes Bindegewebe von der Epidermis abgedrängt und so eine äußere Wand der Tasche in ihrem vorderen Teile gebildet wird; sodann wird durch das Einwachsen der Schuppe in die lockern Teile der Cutis und durch die Ausbildung derselben zu Septen der Boden der Tasche und ihre äußere Wand geliefert“ (Klaatsch). Die Hartsubstanz ist ausschließlich ein Ausscheidungsprodukt, in das keine Zellen, wohl aber Bindegewebsfibrillen aufgenommen werden. Erst wenn es zur Imbrikation gekommen ist, wird die untere Schuppenschicht von den Zellen, die die Basis der Schuppentasche bilden, ausgeschieden. Auch in diese Schicht treten keine Zellen ein. Ein prinzipieller Unterschied in ihrer Entstehung im Vergleich zur oberen Schuppenschicht ist nicht vorhanden; entstammen doch die Bildner beider Schichten derselben Cutispapille. Die Entwickelung der Ctenoidschuppen verläuft im wesentlichen wie die der Cykloidschuppen.

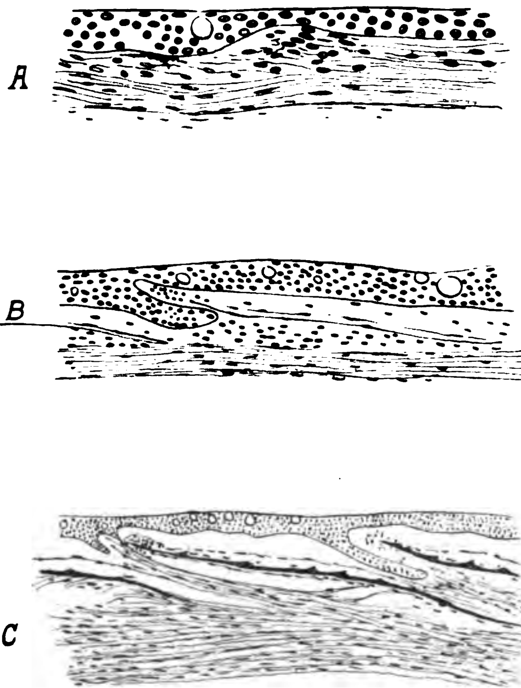


Fig. 214. B, A, C. Drei verschiedene Entwickelungsstadien der Forellenschuppe im Längsschnitt, ca. 360-fach vergr. Nach Klaatsch.

4. Die Entwickelung der Fulcra und Flossenstrahlen der Teleostomen.

Fulcra, Flossenstrahlen und Schuppen sind zweifellos verwandte Hartgebilde. Früher wurden erstere als charakteristische Bildungen der Ganoiden betrachtet, doch finden sie sich auch an der Basis der Knochenfischflossen. An den Materialien von Fritsch und Traquair, die uns vielfach mit Uebergangsreihen zwischen Fulcra und Flossen-

strahlen bekannt gemacht haben, hat sich die alte von KNER vielseitig ausgebaute Theorie von der Einheit aller knöchernen Hartgebilde der Flosse aufs neue bestätigt. Wie aber alle Uebergänge zwischen Fulcren und Flossenstrahlen zu verfolgen sind, so auch von den Fulcren zu den Schuppen. Der ontogenetische Prozeß der Flossenstrahlenbildung ist in den Arbeiten von LOTZ (1862), O. HERTWIG (1879), R. G. HARRISON (1893) und SALENSKY (1899) dargestellt. Der letztgenannte Autor hat die frühen Vorgänge in der Entwickelung der Fulcra von Acipenser verfolgt und giebt an, daß die Skleroblasten sich schon in Reihen anordnen, bevor die Hartsubstanz sichtbar wird. Im weiteren hat er die Beobachtung O. HERTWIG's, wonach einzelne Plättchen gebildet werden, die später unter sich verschmelzen, bestätigt. Nach LOTZ werden die Flossenstrahlen zuerst als kontinuierliche Stäbe angelegt. HARRISON zeigte, daß der Hartsubstanzstreifen aus Körnchen aufgebaut wird und unmittelbar unter dem Ektoderm der Flosse liegt, ohne daß jedoch diese Schicht sich nur im geringsten an der Ausscheidung beteiligte, da seine Basalmembran niemals aufgelöst wird. Die durch Größerwerden aus dem Mesenchym sich differenzierenden Osteoblasten sammeln sich alsdann an bestimmten, mechanisch bedingten Stellen (RYDER, A. L. III. 1884) zu mehrzelligen Haufen an der Unterseite des Hartsubstanzstreifens an, und schon der blosse Druck derselben, vielleicht in Verbindung mit chemischen Einflüssen genügt, um die Flossenstrahlen zu knicken. Die erst un-

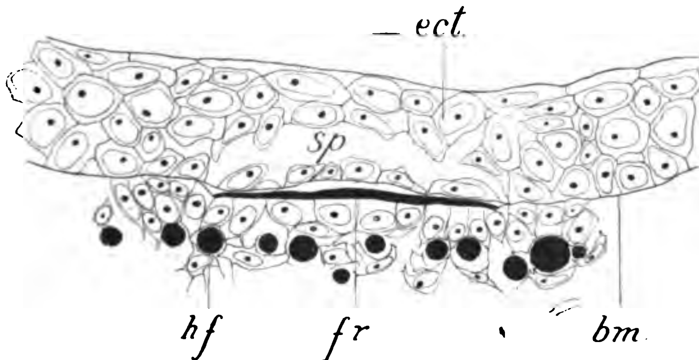


Fig. 215. Schnitt durch den Flossenstrahl der Schwanzflosse von Salmo salar, 2 cm. *fr* Flossenstrahl. *sp* künstliche Spalte. *hf* Hornfasern. *bm* Basalmembran. Stark vergr. Nach HARRISON.

regelmäßigen Bruchflächen der Flossenstrahlenpartikel werden nachträglich abgerundet und durch Ligament verbunden. HARRISON hat hierbei besonders auf die Analogie in der Entwickelung der Flossenstrahlen und der Hornfäden aufmerksam gemacht, welch letztere in einem anderen Kapitel dieses Handbuches zur Darstellung gelangen wird.

B. Die Entwickelung der Hautknochen der Anamnier.

Schon AGASSIZ (1845) und WILLIAMSON (1849) haben die Schilder und Panzerplatten der Fische den übrigen Integumentbildungen derselben angeschlossen. Doch taucht der Gedanke, die Entwickelungsgeschichte all der hierher gehörigen Hartgebilde einheitlich zu be-

trachten und ihre Homologien zu bestimmen, erst in den Arbeiten O. HERTWIG's (1874*) auf und findet dort seine Durchführung. Wir werden diese Modifikationen der Hauthartgebilde erst in zwei Kategorien einteilen und getrennt verfolgen: einmal in die Panzerplatten und Schilder der Fische, dann aber in die Mundhöhlenknochen und überhaupt in die sog. Deckknochen am Schädel und an anderen Körperregionen; drittens würden hier anzureihen sein die Fulcra und Flossenstrahlen, deren Entwickelung bereits geschildert ist.

1. Das Hautskelett der Störe.

Das Hautskelett der Störe zeigt im erwachsenen Zustande alle Uebergangsformen, welche von den einfachsten Hartgebilden, wie sie die primitivsten Selachier und Ganoiden besitzen, zu jenen extremen Bildungen hinüberleiten, die man als Schilder, Schindeln (Fulcra) und Flossenstrahlen bezeichnet. Eben deshalb sind die Störe ein geradezu klassisches Objekt auch für das Studium der Entwickelung dieser Gebilde. Ohne auf die vergleichend-anatomischen Kontroversen eintreten zu können, welche sich an die Homologisierung derselben knüpften, müssen wir an Hand der Untersuchungen SALENSKI's (A. L. III. 1880 und 1899) kurz über ihre Entwickelungsgeschichte referieren. Die Rückenschilder des Störs machen sich bei achttägigen Embryonen auf dem Flossensaum in Gestalt einer Reihe dunkler Flecke bemerkbar; ihnen entsprechen Verdichtungen des Mesoderms. Schon am 12. Tage brechen die Schilder durch die Epidermis. Erst wenn sie sich gegenseitig berühren, beginnen sie, von außen sich mit verkalktem Gewebe zu bedecken. Wie schon GÖTTE (1878) betonte, sind diese Anlagen der Schilder auffallend spitzkegelförmig und verraten dadurch eine nahe Verwandtschaft mit den Fulcren. Erst nach der Reihe der Rückenschilder legen sich die lateralen und ventralen Schilderreihen an. Der Dentinkegel der Schilder besteht bei allen untersuchten Formen aus einer homogenen, von Kalksalzen durchtränkten Substanz ohne nachweisbare Struktur. Schmelz wird gar nicht gebildet. Schon WILLIAMSON hat die Existenz von solchem beim ausgewachsenen Hautskelett der Störe bestritten. Nach O. HERTWIG werden dagegen in den Basalplatten der kleinen Ossifikationen zwischen den Schildern Knochenkörperchen gefunden, ebenso in den größeren Schildern selbst. Sie müssen also nach den von SALENSKI beobachteten Entwickelungsstadien in den Verknöcherungsprozeß einbezogen werden. Es entspricht dies auch den von O. HERTWIG (1879) bereits namhaft gemachten Beobachtungen, wonach der Verknöcherungsprozeß der Hauthartgebilde die Embryonalperiode der Störe weit überdauert und somit wahrscheinlich mit dem permanenten Wachstum der großen Arten von Stören zeitlebens Schritt hält.

2. Das Hautskelett der Knochenfische.

Das Hautskelett der Knochenfische ist von den Autoren mehr an extremen Formen und besonders wiederum auf Grund von Vergleichung der fertigen Zustände verfolgt worden. Bekannt sind die Knochenplatten des Körpers von Hypostoma, welche an ihrer Oberfläche mit kleinen echten Zähnchen besetzt sind, die einem besonderen Sockel aufsitzen und an ihrer Spitze sogar eine Schmelzkappe tragen. Diese Zähnchen sind keine bleibenden Bildungen, sondern der Erneuerung unterworfen. Hieraus können wir schließen, daß sie wohl

auch ursprünglich ontogenetisch in gleicher Weise entstehen. Nach O. HERTWIG's (1874*) Ausführungen ist denn auch die Entwickelung der Zähnchen völlig analog der eines Teleostierzahnes, wie wir sie p. 379 zu schildern haben. Im weiteren Verlauf tritt alsdann eine Verschmelzung mehrerer kleiner Einzelplättchen zu einer größeren Platte ein und, es bilden sich auf diese Weise die eigentlichen Panzerplatten, wie sie namentlich bei der schwer gepanzerten Gattung Callichthys angetroffen werden.

3. Die Mundhöhlenknochen und die Deckknochen des Schädels bei Fischen und Amphibien.

O. HERTWIG (1874*) hat zuerst der vergleichend-anatomischen Hypothese Ausdruck verliehen, daß in ähnlicher Weise, wie die Panzerplatten aus einzelnen den Placoidschuppen homologen Hautzähnchen verschmelzen, auch die Mundknochen durch Verschmelzung von Zahnsockeln entstünden. Die embryologischen Thatsachen, die für die Beurteilung dieser Hypothese in Betracht kommen, treten an allgemeiner Bedeutung hinter den auf die Mannigfaltigkeit in den Zuständen ausgewachsener niederer Vertebraten begründeten weit zurück. Die Einheitlichkeit der sich hierbei abspielenden embryonalen Prozesse, sowie die historische Entwickelung des Problems zwingen uns, die niederen Vertebraten nicht in systematischer Reihenfolge zu behandeln, sondern von den an Amphibien gemachten Beobachtungen auszugehen. An eben ausgeschlüpften Amphibien beobachtet man, daß neben einzeln verkalkten Zahnspitzchen auch solche vorhanden sind, die an der Basis einer äußerst feinen und gitterartig durchbrochenen Knochenlamelle mehr oder weniger fest aufsitzen, welche erst nach ihnen im Bindegewebe der Mundschleimhaut entstanden ist. Unsere Figur giebt diesen Zustand vom Vomer eines Urodelen wieder. Dadurch erscheinen die also entstehenden Knochen bloß „als Gruppe von Zähnen, die an ihrer Basis verkittet sind" (O. HERTWIG). Daher bilden sie ein „Zahnskelett" bestehend aus Vomer, Palatinum und Operculare. Dentale, Maxillare und Intermaxillare bilden sich nur zum Teil auf dieselbe Weise, da sie zum anderen Teil aus dem Cutisgewebe der Oberhaut direkt ihren Ursprung nehmen. Zu den am spätesten auftretenden Knochen gehört das Parasphenoid. Noch enthalten diese Knochen alle keine Knochenkörperchen, sondern bestehen bloß aus verkalkten Bindegewebslamellen, in die erst später Zellen einbezogen werden. Die wichtigste Veränderung der Folgezeit besteht aber darin, daß auf also gebildeten Knochen die Zähnchen schwinden können, daß dagegen die von ihnen basal ausgeschiedene Platte nicht nur bestehen bleibt, sondern an der der Epidermis abgewandten Seite Zuwachs erhält.



Fig. 216. Vomer einer 2,5 cm langen Axolotllarve, 45mal vergr. Nach O. HERTWIG.

Abweichend verhalten sich die Anuren insofern, als bei ihnen die für Vomer, Palatinum und Operculare nachweisbare Entwickelung ohne Anlage von zahnähnlichen Gebilden verläuft. Ferner tritt bei Anuren im Gegensatz zu den Urodelen die Zahnbildung erst nach

der Knochenbildung auf. Das Parasphenoid entsteht zuerst. Ueber die Vorgänge der Entwickelung des Mundskeletts berichtet O. HERTWIG: „In einem sehr zellenreichen Gewebe entwickeln sich die Deckknochen zwischen Epithel und Primordialcranium, von beiden durch eine mehr oder minder starke Gewebsschicht getrennt. In demselben findet man ausgezackte Balken einer verkalkten Substanz, welche zum Teil untereinander zusammenhängen und ein Netzwerk bilden. Ihnen sind Osteoblasten angeschmiegt, und man trifft häufig Zellen in die osteoide Substanz eingeschlossen. Durch Zunahme der letzteren verschmelzen die einzelnen Bälkchen mehr und mehr miteinander, und so entsteht eine zusammenhängende Knochenlamelle, in welcher Knochenkörperchen eingelagert sind. Die ganze Entwickelung spielt sich erst im späteren Larvenleben ab.“ Daraus schließt O. HERTWIG, daß Knochen, die ursprünglich durch Verschmelzung von Zähnen entstanden seien, später unabhängig von diesen zur Entwickelung kommen. Danach würden auch Beobachtungen, wie die R. G. HARRISON's (1893), daß das Dentale und Maxillare beim Lachs unabhängig von den Zahnanlagen entstehen, nichts Befremdliches an sich haben. Alle Schleimhautknochen lassen sich daher auf den gemeinsamen Typus des Schleimhautzähnchens zurückführen und damit in letzter Linie an die Placoidschuppe anknüpfen.

O. HERTWIG hat schon selbst darauf hingewiesen daß bei den Teleostierembryonen die Entwickelung des Mundhöhlenskeletts principiell ebenso verläuft wie bei den Urodelen.

Für die Amnioten gelang es ihm nicht, den Zusammenhang der Entwickelung der Zähne und der der Deckknochen nachzuweisen. Dagegen hat uns RÖSE (1893, No. V) ein Bild gegeben, welchem zu entnehmen ist, daß die placoiden Zahngenerationen der Krokodile noch durch ihre Sockel mit dem sich entwickelnden Dentale in innigster Verbindung stehen (vergl. Fig. 235 p. 399).

Ausgehend von dieser Basis, warf O. HERTWIG aufs neue die bereits von LEYDIG ventilierte Frage auf, inwiefern den Mundhöhlenknochen die Deckknochen des Schädels entsprechen. Eine solche Auffassung derselben mußte auch in den vergleichend-anatomischen und paläontologischen Untersuchungen von WILLIAMSON und PANDER eine Stütze finden.

Nun machte aber J. WALTHER (1882) die Beobachtung, daß die Verkalkung des Zahnsockels beim Hecht zu einer Zeit beginnt, wo das Zahnspitzchen erst zur Hälfte abgeschieden ist. Ferner, daß die große Mehrzahl der Zähne mit ihren Knochenplättchen nicht verschmelzen, nur gelenkig verbunden sind. Daß der Vomer entsteht und zu einer Platte sich ausbildet, bevor der Zahnbesatz auftritt. Daß also eine gewisse Unabhängigkeit zwischen der Zahnbildung und der Knochenanlage bestehe. Danach unterscheidet er zwischen Cement- und Bindegewebsknochen, eine Unterscheidung, die von späteren Forschern wieder aufgegeben wurde. Ferner hat WIEDERSHEIM (1882) nachgewiesen, daß die Entstehung des Parasphenoids bei Urodelen unabhängig von der zugehörigen Bezahnung ist, daß aber außerdem die Sockel der Parasphenoidplatte verschmelzen und eine oberflächliche Platte bilden. Somit kann für das Parasphenoid die Entstehung aus Zahnsockeln kaum angenommen werden, obschon RÖSE (1894, No. IV) glaubt, man habe eine Abspaltung des eigentlichen Parasphenoids von den Sockeln der ihm entsprechenden Zähne anzunehmen.

Für die Deckknochen des Kopfes haben wir eine ähnliche ontogenetische Entwickelung, wie für die Mundknochen, anzunehmen. Schon aus vergleichend-anatomischen Gründen ist LEYDIG für eine solche Auffassung der Kopfknochen von Polypterus eingetreten, und O. HERTWIG hat nachgewiesen, daß sie wie Schuppen stellenweise mit Schmelz bedeckt sind. Andererseits ist vielfach beobachtet worden (J. VROLIK, MC MURRICH, ALLIS, SAGEMEHL), daß die primitiven Formen der Knochenentwickelung schon bei Fischen verwischt sind und daß die Entwickelung oberflächlicher Hartgebilde einmal direkt im Anschluß an die Sinneslinie vor sich geht, während die Hauptmasse derselben Knochen in der Tiefe entsteht.

4. Die Integumentverknöcherungen bei Amphibien.

Bei Amphibien kommen zwei genetisch verschiedene Arten von Hartgebilden des Integuments vor. Einmal breite Knochentafeln, die nach LEYDIG (1876) im subcutanen Bindegewebe des Rückens oder des Kopfes liegen und dort direkt entstanden sind, so bei gewissen Anuren (Ceratophrys). Diese Tafeln sind nur als neuerworbene Bildungen zu betrachten, können aber keinesfalls als modifizierte Schuppen aufgefaßt werden. Anders die echten Schuppen, die nicht nur der ausgestorbenen Gruppe der Stegocephalen eigen und bei diesen als Erbteil von den Fischen her zu betrachten sind, sondern die sich von ihnen auch auf die heute noch lebenden Apoden oder Gymnophionen vererbt haben. Bei der Gattung Ichthyophis ist der Körper von zahlreichen Querringeln der Haut bedeckt, deren mehrere auf je ein Segment entfallen. Unter diesen Ringeln verlaufen Querkanäle im Bindegewebe, die alternierend Drüsen und Schuppen enthalten. Die Schuppen sind Scheiben von 1,5—2 mm im Durchmesser und tragen auf der Oberfläche Reihen von Plättchen, Squamulae. Erst gegen Ende des Larvenlebens treten die Schuppen auf. Unsere Figur zeigt einen Schnitt durch die Haut dieses Stadiums nach P. u. F. SARASIN (A. L. III. 1885). In der Schuppentasche liegt eine Bindegewebslamelle, die auf beiden Seiten mit Bindegewebszellen belegt ist, die untere Schicht bildet die Schuppe selbst, die obere die oberflächlich auf ihr liegenden Squamulae. Die Bildung der letzteren greift auch ins spätere Leben über. Die früheren Entwickelungsstufen dieser Hartgebilde sind noch nicht bekannt.

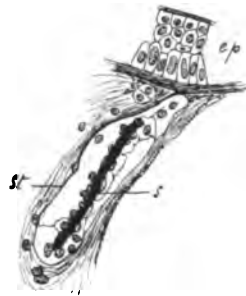


Fig. 217. Längsschnitt durch die Haut einer alten Larve von Ichthyophis. In der Schuppentasche *(St)*, liegt von Bindegewebszellen umgeben, die Schuppe *(s)*. *ep* das Epithel der Haut. Stark vergr. Nach P. u. F. SARASIN.

C. Die Hautverknöcherungen der höheren Wirbeltiere.

1. Schildkröten.

Die Entwickelung des Hautpanzers bei den Schildkröten hat zu vielen Kontroversen Veranlassung gegeben. Es kann sich für uns nur darum handeln, den ontogenetischen Entwickelungsprozeß dieser

Integumentverknöcherung, soweit er bekannt ist, darzustellen, ohne auf die phylogenetischen Thatsachen, die sich aus ihm ergeben, einzutreten. RATHKE (1848), OWEN (1849), GEGENBAUR, HOFFMANN (1890). HAYCRAFT (1890) und GÖTTE (1899) verdanken wir besonders eine Serie von Arbeiten, die sich mit diesem Gegenstande beschäftigen; doch ist zu betonen, daß wir gerade über die Gruppe der Atheca und deren einzige lebende Gattung Dermochelys noch nicht genügend unterrichtet sind, während die übrigen Schildkröten, die Thecophora, sich unter einander ziemlich übereinstimmend verhalten.

Nach GÖTTE (1899) findet sich bei Föten der Chelone imbricata von 1 cm Länge unmittelbar unter der Epidermis eine dichtere Bindegewebsschicht, die sich vom übrigen Bindegewebe gegen den Randwulst hin immer deutlicher absondert. Ventral erhält diese Schicht eine beinahe ligamentöse Begrenzung nach dem lockeren tiefen Bindegewebe hin, und es treten in ihr wie übrigens auch da, wo später die Nackenplatte liegt, bereits Verdichtungen auf, aus denen später die Plastronstücke hervorgehen. Schon bei einem Foetus von 1,1 cm macht sich die mittlere spinale Reihe von Schuppen durch Abgrenzung ihrer Epidermisbezirke geltend. In den späteren Stadien schwindet die scharfe Grenze des subcutanen gegen das tiefe Bindegewebe. Nun beginnt die von starkem Periost gebildete Umhüllung der Rippen sich in eine dünne Knochenhülse zu verwandeln und rasch fortzuschreiten. Unterdessen verfällt die Cutis einer Rückbildung. In ihr entsteht aber unabhängig von den spinalen Verknöcherungen die Nuchalplatte, von der Spinalplatte des zweiten Brustwirbels erst völlig getrennt; mit dieser verwächst sie erst später, ebenso auch mit dem ersten Rippenpaar. Merklich später treten die Rand- und Pygalplatten auf. „In diesem Hautskelett geht übrigens die Verknöcherung genau so vor sich wie im Periost: zuerst entsteht in der Cutis eine der Form des Knochens entsprechende Verdichtung, deren Centrum sich alsdann aufhellt und die ersten Knochenlamellen sich entwickeln läßt, an diese schließt sich in der beschriebenen Weise die übrige spongiöse Masse an.“ Nuchal-, Marginal- und Pygalplatten, sowie das Plastron entstehen also in gleicher Weise und sind als echte Hautknochen zu betrachten, während für eine Teilnahme echter Hautknochen an der Bildung der Spinal- und Costalplatten, wie sie vielfach angenommen wurde, keine ontogenetischen Beweise erbracht werden konnten. Nun kommt aber bei Dermochelys, dem einzigen Vertreter der Atheca, ein Hautpanzer vor, der aus zahlreichen kleineren Mosaikstücken besteht. GÖTTE untersuchte auch junge Exemplare von Dermochelys, bei denen diese Hartgebilde keilförmig beschaffen

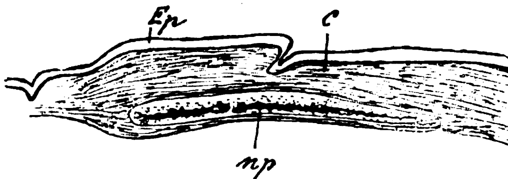


Fig. 218. Erste Anlage der Nuchalplatte von einer 2,3 cm langen Chelone imbricata. *np* Anlage der Nuchalplatte. *Ep* Epidermis. *c* Cutis. Schwach vergr. Nach GÖTTE.

und in Längsreihen angeordnet sind; sie sind so völlig der Epidermis angepaßt, daß, wo diese sich im Laufe der phyletischen Entwickelung veränderte, auch die Hartgebilde wegfielen. Mit diesem ersten Haut-

skelett aber hat das zweite, wie es oben von Chelone geschildert wurde, nichts zu schaffen. Nackenplatte und Plastron treten bei Dermochelys nach RATHKE und GERVAIS lange vor dem Hautpanzer auf. Es ist zwar kaum zu bezweifeln, daß diese beiden Gebilde auch aus Schuppenknochen hervorgingen, aber in der Ontogenie läßt sich diese Entstehung nicht mehr nachweisen.

2. Saurier und Krokodile.

Von Sauriern sind es unter den lebenden außer den Schildkröten die Krokodile und Eidechsen, namentlich Scinke und Gekotiden, bei denen Cutisbezirke verkalken können; unter den fossilen seien erwähnt: Dinosaurier, Ichthyosaurier und Rhynchocephalen, bei denen entsprechende Bildungen angetroffen werden. Hierbei pflegen sich die Skleroblasten zusammenzuscharen und zwischen sich, also intercellulär, feine, sich allmählich verdichtende Netze von Knochensubstanz auszubilden (vergl. Fig. 220). Allmählich werden die Skleroblasten in ihr Ausscheidungsprodukt einbezogen und zu Knochenzellen umgewandelt. Diesen Prozeß haben neuerdings SCHAUINSLAND bei Hatteria (1900) und VOELTZKOW (1901) bei Crocodilus wieder beschrieben; ersterer unter Hinweis auf die Aehnlichkeit in den Prozessen der Abscheidung von Knochen und Knorpel.

3. Das Gastralskelett der Reptilien.

Als Gastralskelett werden neuerdings von DÖDERLEIN (1900) jene Skelettbildungen bezeichnet, welche zwischen dem Brustkorb und dem vorderen Beckenrande der Stegocephalen und mancher Reptilien (unter den Lebenden nur bei Krokodilen und Hatteria) angetroffen werden. Die Frage nach der Homologie dieses Systems von schräg verlaufenden stabartigen Knochen kann nach den Untersuchungen von CREDNER, COPE, GEGENBAUR, BAUR und FÜRBRINGER als dahin erledigt betrachtet werden, daß von den Stegocephalen nach den verschiedenen Richtungen des Reptilstammes sich ein Hautskelett vererbte, das ursprünglich seine Schuppennatur schon durch die Form der Elemente und ihre Bedeckung mit Schmelz verrät, sekundär aber vielfach modifiziert worden ist und endlich bei Krokodilen nur noch rudimentär auftritt. Auch das Plastron der Schildkröten wäre als Modifikation dieses Hautpanzers aufzufassen. SCHAUINSLAND (1900) schildert die Bauchrippen von Hatteria „in frühen Stadien als eine unbedeutende Lage einzelner Zellen, welche in regelmäßigen Abständen zwischen den Muskelzellen, aus welchen später die obersten Schichten der Bauchmuskulatur sich bilden werden, angeordnet sind“. Alsdann bilden sie deutliche Stränge, in denen Verknöcherungen erst spät erscheinen. Sie vereinigen sich median erst, wenn der allmählich sich schließende Nabel es zuläßt. Demgemäß tritt auch Verknöcherung zuletzt in den unpaaren Medianstücken auf. Genau in derselben Weise werden die Knochen der Clavicula oder des Episternums gebildet.

Nach VOELTZKOW (1901) erfolgt die erste Anlage des Gastralskeletts bei Crocodilus madagascariensis etwa $1^1/_4$ Monat nach der Eiablage. Es werden zunächst die vorderen Gastralstäbe angelegt, und von da schreitet der Prozeß nach hinten fort. Von den beiden Stücken, welche den Gastralstab einer Seite bilden, wird das laterale, das das mediale

an Größe überwiegt, zuerst angelegt. Etwa acht Tage später sind acht Paar solcher Gastralstäbe angelegt. Da der Verschluß der Bauchhöhle von vorn nach hinten fortschreitet, gelangen auch in derselben Reihenfolge die Gastralstäbe beider Seiten allmählich zur Berührung. Auf einem Längsschnitt durch dieses Stadium der Entwickelung stellt sich heraus, daß acht Paare von Gastralstäben dem

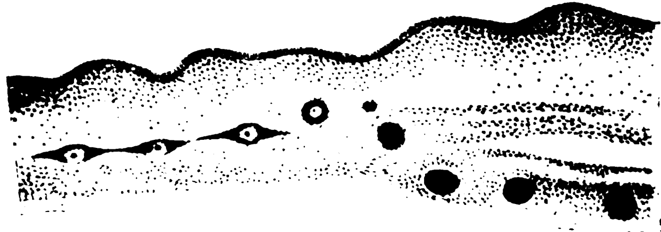


Fig. 219. Anlage der drei vordersten Gastralstäbe, sowie der beiden später verschwindenden Rudimente zweier weiterer Paare bei Crocodilus madagascariensis. Längsschnitt. Vergr. 25fach. Nach Voeltzkow.

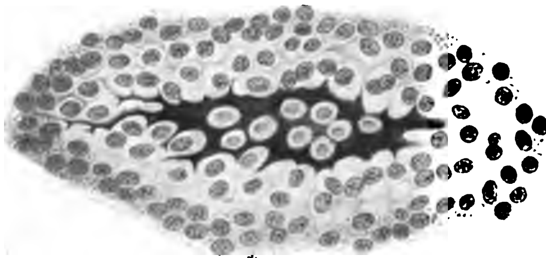


Fig. 220. Querschnitt durch die früheste Anlage eines Gastralstabes von Crocodilus madagascariensis. Vergr. 200-fach. Nach Voeltzkow.

Musculus rectus oberflächlich anliegen. Außerdem liegen vor ihnen noch zwei Anlagen, die später rückgebildet werden und die hier auch vom Muskel entfernt im weichen Cutisgewebe eingebettet sind.

Der histogenetische Vorgang, der die Entstehung dieser Gebilde begleitet, ist derselbe, wie wir ihn bei gewöhnlicher Bindegewebsverknöcherung antreffen. Ontogenetische Reminiscenzen an die Herkunft dieser Skelettelemente aus dem Hautpanzer sind nicht nachgewiesen.

4. Hautverknöcherungen der Säugetiere.

Hautverknöcherungen, welche in das Bereich unserer Aufgabe fallen, sind bei Säugetieren große Seltenheiten. Auch lassen sich zwischen ihnen keine näheren phylogenetischen Beziehungen herstellen, wie sie denn auch zu denen der Reptilien höchstens im Verhältnis inkompletter Homologie stehen. Ueber den Bau und die Entwickelung des Panzers der Gürteltiere sind wir durch eine Arbeit von Römer (1892) unterrichtet, welcher verschiedene Entwickelungsstadien dieser Hautverknöcherung untersucht hat. Daß ein prinzipieller Unterschied zwischen dem Prozeß bei diesen und bei anderen gepanzerten Edentaten bestehe, ist von vornherein nicht zu erwarten. Bei 5 cm langen Embryonen von Dasypus novemcinctus erhebt sich auf dem Längs-

schnitt die Lederhaut bereits zu einer breiten, nach hinten zugespitzten Masse, welche etwas über die Haut vorspringt; die Epidermis beginnt die spätere Hornschuppe zu bilden, treibt aber alsbald auch die Anlagen der Haare und Drüsen. Bei einem Embryo von 12 cm entsteht durch Verknöcherung die Anlage des Panzers, und zwar zuerst an mehreren Stellen ganz unabhängig, erst sekundär verschmelzend. Durch das Fortschreiten dieses Ossifikationsprozesses werden die Haare und Schweißdrüsen teilweise verdrängt und unterliegen einer baldigen Rückbildung.

Hautverknöcherungen kommen außer bei den Edentaten nur bei Walen vor. Schon GRAY und MURRAY haben auf Höcker in der Haut von Phocaena und Neomeris aufmerksam gemacht. KÜKENTHAL (1890 u. 1897) erst hat sie auch bei Embryonen näher beschrieben

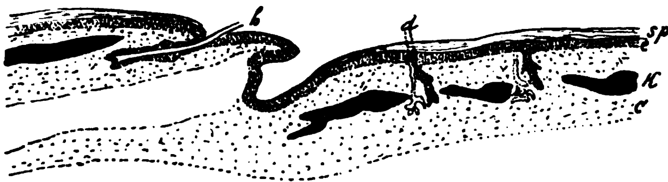


Fig. 221. Längsschnitt durch die Gürtel eines Embryos von Dasypus novemcinctus von 12 cm Länge. *c* Cutis. *d* Drüsenanlagen. *e* Epidermis. *h* Haaranlage. *k* Verknöcherung. Schwach vergrößert. Nach RÖMER.

und aus ihrer Existenz den Schluß gezogen, daß ein Teil der Wale von Landsäugetieren mit Hautpanzer abstammen sollte. An einem erwachsenen Neomerisweibchen fand er die Rückenfläche mit einer zusammenhängenden Decke von verknöcherten Hautgebilden bedeckt, die aus einer Platte und einem auf ihr sich erhebenden Höcker besteht; außerdem waren einzelne höckerlose Platten unregelmäßig in weiterer Ausdehnung nachzuweisen. Bei einem Embryo von 52 cm Länge fand KÜKENTHAL die Hartgebilde des Rückenfeldes bereits angelegt, aber erst deren Höcker ausgebildet. Er zeigte, daß sie aus Kalk bestehen und auf einer Cutispapille abgesondert werden, so daß man sie den Schuppen der niederen Wirbeltiere vergleichen kann.

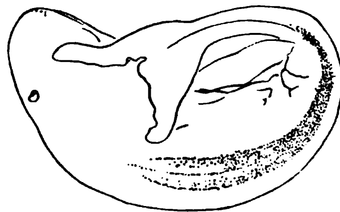


Fig. 222. Dorsalansicht eines Embryos von Neomeris phocaenoides, 52 cm lang, nach KÜKENTHAL.

Für die phylogenetische Deutung dieser Bildungen ist in Betracht zu ziehen, daß sie auch an der Rückenflosse von Phocaena spinipinnis in drei, und an der von Phocaena communis in einer Reihe, ferner bei Globiocephalus macrorhynchus auftreten.

III. Die Entwickelung des Gebisses bei den Fischen.

A. Mundschleimhautgebiß.

Leydig und O. Hertwig (1874) geben übereinstimmend an, daß die Mundschleimhaut der Selachier Zähnchen von geringer Größe und vollständig analogem Bau wie die Placoidschuppen trägt. Ueber ihre topographische Verbreitung bei den verschiedenen Fischen sind wir noch nicht orientiert, doch sind sie bei Hexanchus, Heptanchus, Acanthias und Raja in verschiedener, lockerer Verteilung innerhalb der Mundhöhle und auf den Kiemenbogen beobachtet. Wo die Hartgebilde fehlen, werden als Rudimente derselben Papillen der Mundschleimhaut angesehen. Dieses Mundschleimhautgebiß ist zweifellos die primitivste Form der Integumentverknöcherung in der Mundhöhle. Aber es zeigt bereits insofern nicht mehr den ursprünglichen Charakter, als es die gleichmäßige Verteilung über den ganzen Mutterboden bereits aufgegeben hat. Ueber seine Entwickelungsgeschichte ist nichts Genaueres bekannt, doch darf vorausgesetzt werden, daß sie der der Placoidbeschuppung ähnlich und nur vielleicht in ihrem zeitlichen Auftreten von ihr verschieden sei.

Alle übrigen Formen des Gebisses sind nur als Modifikationen dieser ursprünglichsten Gebißform aufzufassen. Sie sind entstanden im Anschluß an solidere Unterlagen der Schleimhaut, hervorgerufen durch Uebernahme von Funktionen im Dienste der Ernährung, aber stets nach demselben Grundplan in Bau und Entwickelung angelegt, wie der Mundschleimhautzahn, resp. die Placoidschuppe (O. Hertwig).

Aus entwickelungstheoretischen Gründen werden wir in erster Linie die Zahnentwickelung bei den Teleostomen (Ganoiden und Teleostiern) besprechen, dann diejenige der Dipnoer einfügen und erst zuletzt die der Selachier beiziehen. Denn in seiner Gesamtheit ist das Gebiß der Selachier als höher specialisiert zu betrachten als das der primitiven Teleostomen, wie schon Baume (1882) betont hat. Auch haben Ch. Tomes (1898) und O. Hertwig (1874) den Modus der Zahnbildung bei den Teleostomen als primitiver taxiert. Anderseits läßt beinahe ausschließliche Reduktion des Gebisses auf die Kiefer, die streng geometrische Anordnung der Kieferzähne, der durch die Geschlossenheit des Gebisses periodisch bedingte Wechsel der Zähne, das Entstehen des Gebisses unter einer gemeinsamen Schleimhautfalte das Selachiergebiß nicht als primitiv, sondern als höher specialisiert erscheinen.

B. Das Gebiß der Teleostomen.

1. Hecht.

Wir beginnen mit dem Gebiß des Hechtes, als einer leicht zugänglichen, viel studierten und embryologisch einfachen Form.

Der Mund des erwachsenen Hechtes starrt von mehr oder weniger großen, feinspitzigen Zähnen, die mit ihren Spitzen rückwärts geneigt sind. Sie verteilen sich auf eine große Zahl von Knochen. Das Dentale trägt seitlich an seinem Rande in großen Abständen Zähne von 1—2 cm Länge, die mit kleineren unregelmäßig wechseln; vorne finden sich nur unregelmäßig mehrreihig angeordnete kleinere Zähne. Auf dem Maxillare fehlt, wie bei Knochenfischen häufig, die Bezahnung. Diejenige der Praemaxilla, die sonst an ihre Stelle zu treten pflegt, ist

ebenso geringfügig, wie die im vorderen Teile des Dentale. Dagegen laufen drei mächtige, mehrreihige Zahnpolster dem Gaumen entlang, deren Elemente zuvorderst etwa die Hälfte der größten Unterkieferzähne erreichen, während die hinteren allmählich kleiner werden. Eines dieser Zahnpolster, das mediane, gehört dem Vomer an, die seitlichen den Gaumenbeinen. Außerdem ist die Copula des Zungenbeins mit einem Zahnpolster, und sämtliche Kiemenbogen mit kleinen, mehrspitzigen Plättchenreihen bedeckt. Das ursprünglich der Möglichkeit nach in der ganzen Mundschleimhaut vorhandene Gebiß hat also eine Konzentration auf solche Bezirke erfahren, unter denen wir auch Knochen antreffen. Es zeigt hier noch keine scharfe Sonderung zwischen den niedrigeren und höheren Ausbildungsgraden des Zahnes. Regelmäßigkeit in der Anordnung der Zähne und des Zahnersatzes fehlt. Das sind Verhältnisse von sehr primitiver Art. Was nun die Entwickelungsgeschichte dieses Gebisses betrifft, so wissen wir über Entstehung und Ersatz der eigentümlichen Kiemenbogenzähne nichts. Von den Zahnpolstern des Gaumens und der Zunge wird angegeben, daß sie sich in gleicher Weise wie das Kiefergebiß entwickeln und daß der Ersatz ohne Bildung einer Zahnleiste, einfach durch die neben jedem Zahn befindlichen Papillen der Mundschleimhaut während des ganzen Lebens besorgt werde. Genauer sind wir aber über die Zahnentwickelung in den Kiefern orientiert, die nachdem ihr Heincke (1873) und Carlsson (1895) bereits Beachtung geschenkt hatten, eine zusammenhängende Darstellung durch Friedmann (1897) erfahren hat.

Die ersten Spuren von Zahnbildung treten erst am 23. Tage nach der Befruchtung bei einem Hechtembryo von 9,5 mm auf, und zwar im Ober- und Unterkiefer. Sie machen sich einmal dadurch geltend, daß die untere der beiden auf diesem Stadium die Epidermis bildenden Zellschichten sich in radialer Richtung streckt; zweitens dadurch,

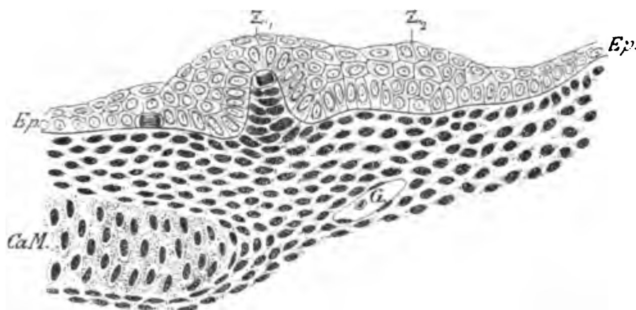


Fig. 223. Esox lucius L., 1,1 cm lang. Embryo 24 Tage nach der Befruchtung. 2 Zahnanlagen des Unterkiefers, Z_1, genau im Längsschnitte, Z_2, peripher getroffen. *Ep* Kieferepithel. *CaM* Meckel'scher Knorpel. Vergr. 375. Nach Friedmann.

daß das unterliegende Mesoderm seine Elemente an diesem Punkte konzentriert. Diesen ersten Anlagen folgen längs den Lippen bald weitere, und alle erfahren in der Folge rasch eine Weiterbildung. Vom Mesoderm stülpt sich nämlich gegen den durch weitere Zellspaltung erhöhten Epidermishügel eine kegelförmige Papille vor, in und unter welcher sich immer lebhafter Bindegewebszellen ansammeln. Etwa

am 30. Tage werden die Anlagen des Gaumengebisses sichtbar. Am 31. Tage werden die Zahnanlagen des Zwischenkiefers bereits auf einem Stadium angetroffen, wie es die nebenstehende Figur zeigt. Die Mesodermpapille hat gegen die Epidermis hin das Zahnbein,

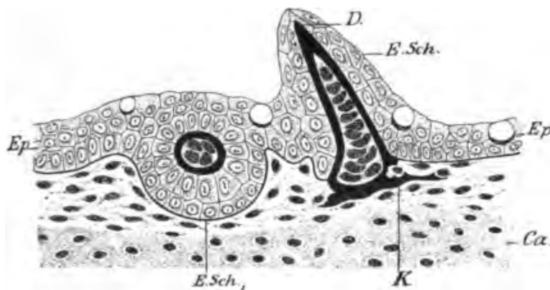


Fig. 224. Schnitt durch den Zwischenkiefer des Hechtembryos vom 31. Tage nach der Befruchtung. *D* Zahnbein. *K* knöcherner Zahnsockel. *Ca* Knorpel. *Ep* Kieferepithel. *ESch* oberste Schicht desselben, der Epithelscheide höherer Vertebraten entsprechend. Vergr. 375. Nach Friedmann.

Dentin, abgesondert, ohne daß ihre Zellen gerade eine besondere Umwandlung erfahren hätten. An der Basis hat sich der also eingeleitete Ausscheidungsprozeß fortgesetzt, es hat sich der knöcherne Zahnsockel gebildet, welcher, was allerdings auf der Figur nicht hervortritt, an einer Stelle so durchbrochen sein muß, daß die Mesodermpapille, die bereits zur Pulpa des Zahnes geworden ist, mit dem umgebenden Bindegewebe in Verbindung bleibt. Ob Schmelz bereits von der Epidermis ausgeschieden ist, läßt sich für dieses Stadium schwer entscheiden; doch sei im voraus bemerkt, daß später der Hechtzahn ein zartes Schmelzhütchen besitzt, das sich vom Dentin abhebt, aber früh verloren geht. Was aber diesem Modus der Zahnbildung ein besonders primitives Gepräge verleiht, das ist, daß der Zahn unmittelbar in der Mundschleimhaut gebildet wird, ohne daß, wie bei den höheren Formen der Zahnentwickelung, eine Ablösung des zahnbildenden Epithelbezirks aus seinem ursprünglichen Verbande stattfindet. In derselben Weise werden auch zeitlebens die Ersatzzähne für das Gaumengebiß gebildet. Im Unterkiefer allein, wo wir auch die Einzelzähne mächtiger ausgebildet antrafen, ist der Modus der Zahnbildung und des Zahnersatzes ein anderer. Diesem haben wir jetzt Beachtung zu schenken. Hier wird nämlich der Zahn nicht oberflächlich in der Mundschleimhaut gebildet, sondern es senkt sich der Epithelbezirk, der die Mesodermpapille überzieht, samt dieser gegen das unterliegende Bindegewebe ein, und der Zahn gedeiht zu einer bedeutenden Größe, ehe er durch die Kieferschleimhaut hervorbricht. Von besonderer Bedeutung ist hierbei, daß die also gebildeten Unterkieferzähne des Hechtes einzeln aus der Mundschleimhaut sich einsenken, ohne durch eine gemeinsame, dem Kiefer parallel laufende Schleimhautfalte unter sich verbunden zu sein; das ist ein primitiver Zustand. Ebenso ist auch das Verhalten der Ersatzzähne zu diesen Unterkieferzähnen ein primitives. Lingualwärts nämlich von jedem dieser Unterkieferzähne hat sich bereits eine zweite, mit der ersten durch eine gegen das Mesoderm vordringende Ektodermfalte verbundene Zahnanlage gebildet; dieser folgen bald weitere, wenn auch nicht gerade regelmäßiger Anordnung. So erhalten wir ein Bild, wie es Fig. 225 zeigt.

Die histologischen Differenzierungen, die hier auftreten, bleiben an Deutlichkeit hinter den bei höheren Tieren vorkommenden zurück. So unterscheiden sich die Mesodermzellen, welche das Dentin ab-

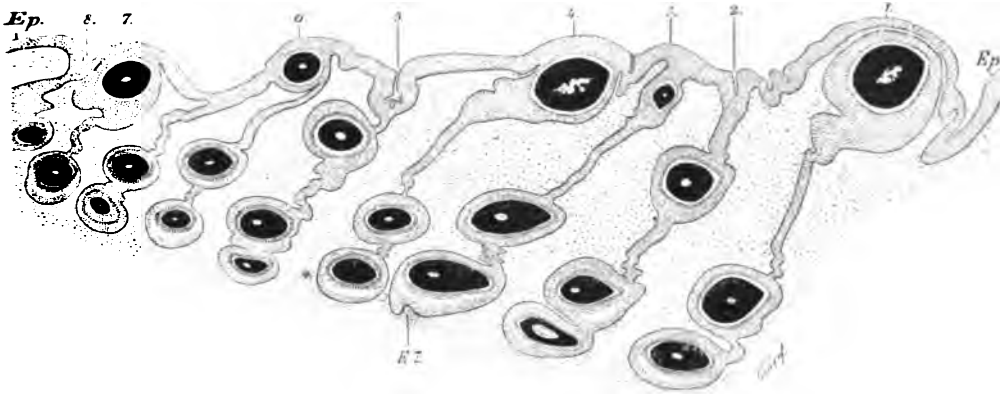


Fig. 225. Flachschnitt durch die Zähne und Ersatzzähne des Unterkiefers von einem jungen Hecht. *1—8* Kieferzähne oder deren Abschnürungsstelle. *EZ* jüngste Zellenanlagen. Hinter jedem Kieferzahn befindet sich eine Epithelfalte, die zu den Ersatzzähnen führt. Vergr. 34. Nach FRIEDMANN.

sondern, nur wenig von den übrigen Zellen der Pulpa, wenigstens bei den Gaumenzähnen, die Epithelzellen, welche den Schmelz absondern, nur wenig von den übrigen, und obschon bereits hier eine sogenannte Schmelzpulpa auftritt, so erreicht sie nicht entfernt den Grad der Differenzierung, welcher für sie bei den Zahnanlagen der Krokodile oder der Säuger charakteristisch ist.

2. Uebrige Teleostomen.

Ueber andere Teleostier liegen namentlich Untersuchungen von RÖSE (1894, No. III) und CARLSSON vor. Aus diesen erhellt, daß bei der großen Mannigfaltigkeit des Teleostiergebisses alle möglichen Uebergänge zwischen den verschiedenen Modi der Zahnbildung existieren. Die ersten Generationen der Zähne pflegen allgemein direkt in der Epidermis, ohne Einsenkung derselben ins Mesoderm zu entstehen (placoides Stadium, RÖSE). Häufig jedoch, und besonders trifft dies bei späteren Zahngenerationen und bei größeren Zähnen zu, findet eine Einsenkung des Zahnes statt (Zapfenstadium, RÖSE). Dagegen ist alsdann der Modus des Zahnersatzes ein verschiedener, und zwar können hinter jedem zu ersetzenden Zahn ein oder mehrere Ersatzzähne in mehr oder weniger enger Verbindung mit der Mundschleimhaut einwuchern, wie wir es am Unterkiefer des Hechtes gesehen haben, oder es kann eine gemeinsame Zahnleiste die Zähne je einer Generation miteinander enger verbinden. Dentin und Knochen entstehen in der Regel unabhängig voneinander. Wird dieses typische Teleostomengebiß reduziert, so kommt es zum Ausfall von Schmelzbildung, zur Ausbildung nur einer Zahngeneration, und die Verwachsung des Zahnes mit dem Knochen unterbleibt, wie dies CARLSSON für die Vomerbezahnung des Lachses schildert.

Wenn wir nun dazu übergehen, einigen Modifikationen Beachtung zu schenken, so muß in erster Linie hervorgehoben werden, daß im Zahnsystem Unterschiede, die einer systemastischen Kluft entsprechen würden zwischen Teleostiern und Ganoiden, nicht existieren. So wenig Lepidosteus, über dessen Zahnentwickelung uns Röse berichtet, wie Polypterus und Amia, unterscheiden sich in Bezug auf ihre Zahnentwickelung in wesentlichen Punkten von Teleostiern. Ueber die Störe berichten uns die russischen Forscher Salensky (A. L. III. 1880, p. 81) und Zograff (1887), die bei Polyodon folium, sowie bei Acipenser von der 3. Woche bis zum 3. Monat, winzige Zähne auf den Kiefern vorfanden. Nach der geographischen Verbreitung sowie der Länge der Schnauze scheint sich auch die Neigung zur Peristenz dieses rudimentären Gebisses zu richten. Auf den Kiemenbogen finden sich nach O. Hertwig (1874*) dauernd kleine Zähnchen, die durch eine Knochenlamelle an der Basis verschmolzen sind. Wichtiger erscheinen die Modifikationen, welche bei gewissen extremen Teleostiern auftreten und die dazu angethan sind, den Kreis unserer Vorstellungen von der Zahnentwickelung bei Fischen wesentlich zu erweitern.

In erster Linie ist hier das Schlundgebiß der Cyprinoiden zu erwähnen, mit dem sich besonders Heincke (1873) und Carlsson beschäftigt haben. Die echten Karpfen besitzen Zähne bloß auf den beiden letzten Kiemenbögen; wie weit Rudimente der Kieferbezahnung vorkommen mögen, muß dahingestellt bleiben. Jene Zähne nun erinnern durch den Besitz von Hals und Krone an Zahnformen höherer Wirbeltiere, sie sind dem Kieferknochen fest aufgewachsen und nur in der frühesten Jugend von einem Schmelzkäppchen überzogen. Die Ersatzzähne bilden sich als isolierte Epithelzapfen, wobei das Schmelzorgan ganz aus seiner Verbindung mit der Mundschleimhaut treten soll.

Zweitens ist zu beachten, was Boas (1879) über die Zahnentwickelung der Scariden berichtet. Bei diesem trägt das vierte Paar oberer und unterer Kiemenbogenstücke Zahnplatten, dorsal zwei, ventral eine, die aus einem Pflaster dicht gestellter und streng geometrisch angeordneter Zähne bestehen. Diese werden von Cement zusammengehalten, sind mit mächtigen Schmelzkappen überzogen und am Hinterrande am stärksten abgekaut. Der Zahnersatz findet am Vorderrande statt, aber nicht von einer quer verlaufenden Schmelzleiste, sondern von einzelnen Epithelzapfen aus. Ebenso am Dentale und Intermaxillare, wo eine große Zahl von Ersatzzähnen, in Reihen gestellt, gleichzeitig mit ihren Vorgängern in Funktion treten.

Aehnliche Verhältnisse existieren bei Tetrodon und Diodon, wo ganze Zahnplatten ausgebildet werden. Doch ist die Entwickelung dieser Gebisse noch wenig bekannt.

Endlich verdient das völlige Fehlen des Gebisses bei den Lophobranchiern Beachtung.

C. Das Gebiß der Selachier.

1. Die typische Entwickelung bei den primitiven Selachiergebissen.

Wie schon eingangs erwähnt, betrachten wir das Gebiß der Selachier, wenn wir von den Mundschleimhautzähnchen absehen, als minder primitiv im Vergleich zu den niedrigeren Gebißformen bei den Teleostomen, sowohl in seiner definitiven Verfassung als auch in seiner

Entwickelung. Uebergangsformen zwischen dem Mundschleimhautzahn und den Kieferzähnen fehlen ihnen so gut wie ganz, und bis jetzt ist nur eine Modifikation der Mundschleimhautzähne gefunden worden, die vom Typus der Placoidschuppe (s. p. 378) erheblich abweicht. Bei der riesenhaften planktivoren Selache maxima nämlich erfahren die Kiemenbogenzähne eine ganz eigenartige Umbildung, deren Ontogenie freilich noch unbekannt ist. Sie legen sich zu Hunderten in einer eng geschlossenen Reihe aneinander und bilden zwei Spitzen aus, deren eine kürzere in der Mundschleimhaut steckt, wogegen die andere längere mehrere Centimeter auswächst und von einem elastischen eigentümlich modifizierten Dentin gebildet wird. Der durch diese parallel gerichteten Spitzen gebildete biegsame Kamm dient zum Filtrieren des Planktons. Für das Nähere verweise ich auf TURNER's (1880) Beschreibung dieser genetisch und physiologisch so bedeutungsvollen Modifikation des Gebisses. Außer diesem Apparat finden sich bei keinem Selachier andere Modifikationen des Mundschleimhautgebisses als die den Kiefern angehörigen Zahnreihen, die sich hinter dem Mandibularknorpel und dem Palatoquadratknorpel anlegen.

Der Einzelzahn des Selachiergebisses kann in seiner Form sehr starken Veränderungen ausgesetzt sein, der histologische Aufbau bleibt derselbe. Zweifellos ist der Hauptbestandteil Dentin, welches durch parallel gerichtete, radiäre Röhrchen kenntlich ist; der innere Teil des Zahnes ist häufig mit einem aus ähnlicher, aber balkenartig verzweigter Modifikation derselben Substanz erfüllt, dem Trabekulin; die oberflächlichste Schicht des Dentins bildet das Vitrodentin, welches, von allerfeinsten Röhrchen durchzogen, einen harten, schmelzartigen Ueberzug des Dentinkegels bildet. Ob Schmelz am Aufbau des Selachierzahnes teilnimmt, und ob als eine eigentliche Schicht, oder bloß als ein sogenanntes Oberhäutchen, darüber ist, wie wir schon auf p. 353 ausgeführt haben, noch keine Einigkeit erzielt.

Wir lassen diese Meinungsverschiedenheiten undiskutiert, da sie ein Eingehen auf alle histologischen Argumente fossiler Urkunden erfordern würden und überdies für die Entwickelungsgeschichte von untergeordneter Bedeutung sind. An der Basis des Zahnes bildet sich eine von Bindegewebsfibrillen und spärlichen Zellen durchzogene Hartsubstanz aus, die man als osteoides Gewebe bezeichnen muß. Zu diesen Hartgebilden des Selachierzahnes gesellt sich im Innern eine Pulpa, bestehend aus Bindegewebe, Blutgefäßen, Lymphgefäßen und Nerven. Die oberflächlichste Schicht derselben, welche an das Dentin stößt, wird von den Odontoblasten oder Zahnbildnern gebildet. Sie unterscheiden sich von den übrigen Bindegewebszellen besonders durch einen einseitig ausgebildeten, schwach verzweigten, in die Dentinröhrchen hineinragenden Leib.

Die Entwickelung des Kiefergebisses der Selachier verläuft nach O. HERTWIG (1874), dessen Beobachtungen von TOMES (1898), JENTSCH (1898) und LAASER (1900) erweitert wurden, folgendermaßen.

Bei Acanthias vulgaris zeigt sich die erste Anlage der Zahnleiste schon beim 4,5 cm langen Embryo; längs den bereits knorpligen Anlagen der Kiefer zieht hinter denselben eine Epithelverdickung entlang, die ins embryonale Bindegewebe hineinragt. Sie besitzt auf der ganzen Länge ihrer Ausdehnung dieselbe Form und bildet also ein gleichmäßiges Band, eine Leiste. Ihr entspricht an der Oberfläche eine seichte Furche, die Zahnfurche. Die Elemente der Epidermis erfahren durch diese

Einwucherung gewisse Veränderungen. Es strecken und vermehren sich nämlich an der Zahnleiste die Cylinderzellen der dem Mesenchym zugekehrten Schicht, ja sie bilden beinahe eine doppelte Lage. Ihnen folgen auf der Einwucherung die sie bedeckenden kubischen Epithelzellen und bilden an dieser Stelle mehrere Schichten. Zwischen dieser gesamten Einwucherung nun und der Anlage des Kieferknorpels verdichtet sich das Mesenchym, besonders auch in dem spitzen Winkel, der zwischen der Zahnleiste, der labial von ihr gelegenen Epidermis und dem Knorpel liegt. Unsere Fig. 226 stellt dieses Stadium vom

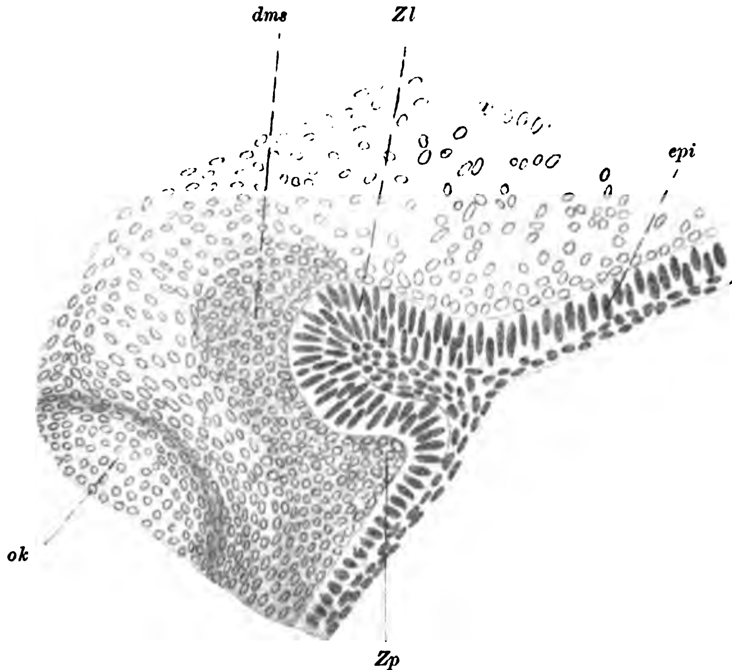


Fig. 226. Embryo vom Spinax niger, 4,5 cm Länge. Längsschnitt durch den Oberkiefer nahe der Mitte. *dms* verdichtetes Mesenchym. *ok* Palatoquadratknorpel. *Zl* Zahnleiste. *Zp* Zahnpapille. *epi* Mundepithel innerhalb der Zahnleiste (lingual). Vergr. 204. Nach Laaser.

Oberkiefer dar, doch ist zu bemerken, daß die Zahnleiste des Unterkiefers der des Oberkiefers zeitlich etwas vorauseilt. In der Folge schreitet nun der also eingeleitete Wucherungsprozeß weiter vor, und es bilden sich bald die ersten Zahnanlagen in ähnlicher Weise, wie Placoidschuppen an derjenigen Stelle, die in unserer Figur mit *zp* bezeichnet ist. Nach Laaser sind bei einem Embryo von 4,9 cm im Oberkiefer bereits 8, im Unterkiefer 19 Zahnanlagen anzutreffen. Bilder, die für das Verständnis des ganzen Entwickelungsprozesses am günstigsten sind, begegnen uns jedoch erst etwa beim Acanthiasembryo von 10 cm und beim Spinaxembryo von 8 cm. Die Zahnleiste ist jetzt weit hinter die Kieferknorpel gewachsen, und während ihre linguale Seite annähernd glatt geblieben ist, zeigt die labiale, dem Kiefer zugewendete Seite unregelmäßige, aber deutliche Wellen. Unter den

vordersten dieser Wellen bemerkt man im Unterkiefer zwei, im Oberkiefer eine Zahnanlage, an der es bereits zur Ausscheidung von Hartsubstanz gekommen ist, die sich kegelartig auftürmt. Unsere Fig. 227 giebt ein Uebersichtsbild dieses Entwickelungsstadiums von Spinax.

Für die histologischen Vorgänge, die sich hierbei abspielen, gilt dasselbe, was bei der Placoidschuppenentwickelung zu sagen war, jedoch mit einigen Modifikationen, da der Kieferzahn nicht die Epidermis sofort durchbricht, wie der Hautzahn. Die Basalschicht der Epidermis ist in ihrem ganzen Zusammenhang noch zu erkennen, wenn auch auf

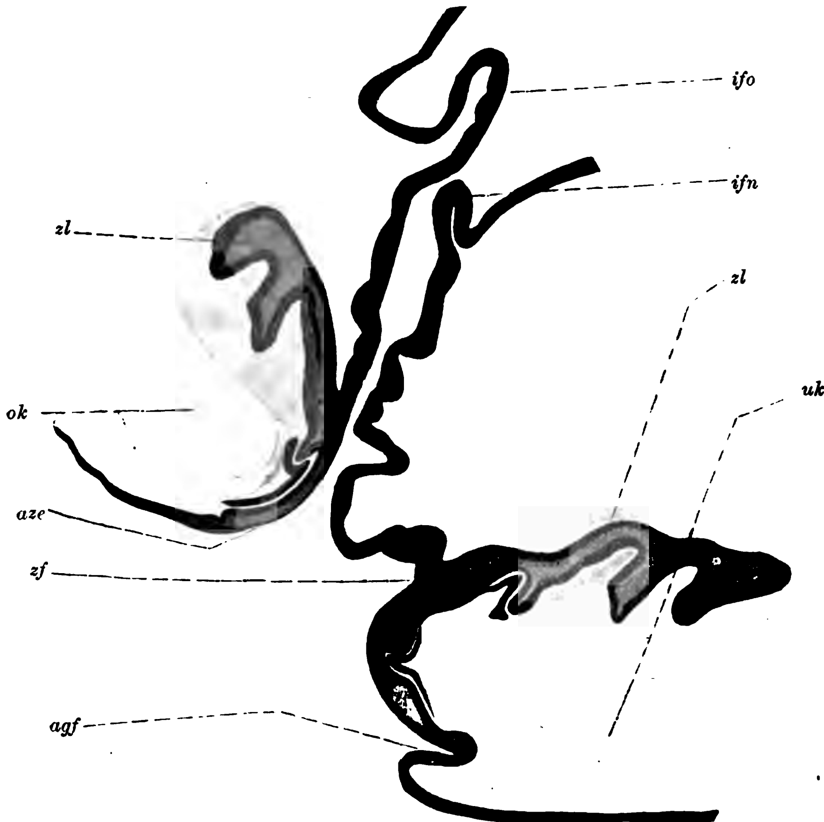


Fig. 227. Embryo vom Spinax niger, 8 cm Länge. Sagittalschnitt durch die Kiefer. *zf* Zahnfurche. *zl* Zahnleiste. *ok* Palatoquadratknorpel. *aze* äußeres Zahnepithel (*agf* äußere Grenzfurche, *ifn* u. *ifo* innere Mundfalte der Kiefer). Vergr. 55. Nach LAASER.

dem lingualen Blatt der Zahnleiste ihre Elemente am hinteren Rande, als der Stelle intensivster Streckung, ihre Cylinderform aufgegeben haben. Verdoppelt erscheint diese Schicht nur noch an dem Ende des labialen Blattes, wo sich eben erst neue Zahnanlagen bilden, dagegen überzieht sie als regelmäßiges Cylinderepithel die davor liegenden Wellen. An drei Zahnanlagen hat diese Schicht der Ameloblasten wohl auch schon Schmelz an ihrer Basis ausgeschieden, doch ist er der

Entkalkung des Präparates zum Opfer gefallen. Im Vergleich zur Basalschicht spielt die oberflächliche eine passive Rolle, sie füllt die Lücken jener aus. Dagegen ist das Mesenchym weitere Veränderungen

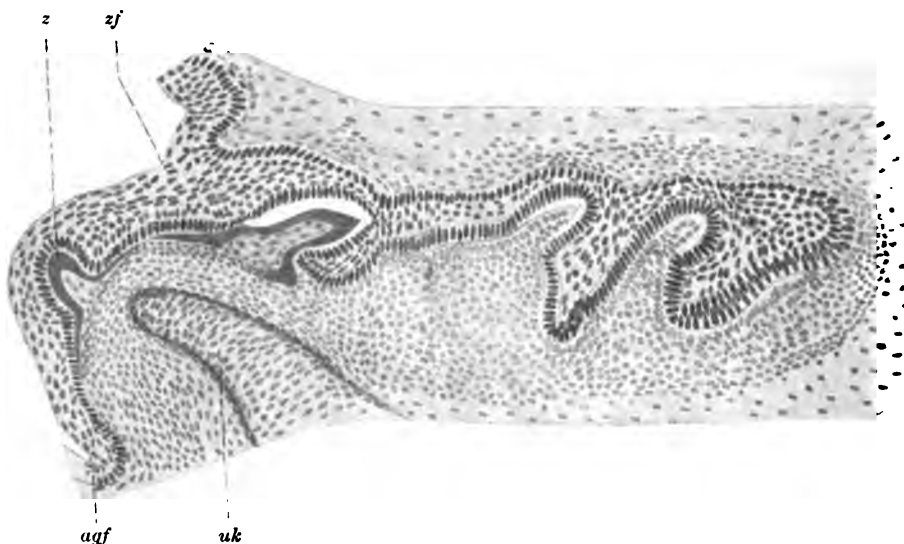


Fig. 228. Embryo vom Spinax niger, 8 cm Länge. Längsschnitt durch den Unterkiefer. Detailbild zu Fig. 227. *z* erste Zahnanlage. Uebrige Bezeichnungen s. o. Vergr. 100. Nach LAASER.

eingegangen. Es konzentriert sich an den Wellenthälern des labialen Zahnleistenblattes und hat an den beiden vordersten Zahnanlagen bereits dicke Dentinrinden abgesondert, die eine kegelartige Gestalt besitzen und die Hauptmasse der Hartgebilde des Zahnes vorstellen. In diesen Dentinkegeln befinden sich größere Bindegewebszellen, die in der Folge teils zu Odontoblasten werden, teils bloße Pulpazellen bleiben. Auch an der Basis des Dentinkegels hat sich ein Sockel gebildet, der später zur Wurzel des Zahnes wird. Auch der Unterkieferknorpel grenzt sich schärfer ab als auf früheren Stadien. Man findet somit auf demselben Längsschnitt verschiedene Entwickelungsstufen der Zahnanlage; die meist ausgebildeten stehen dem Kieferrande am nächsten.

Die weitere Entwickelung des Zahnes hat zur Folge, daß der Schmelz nur unbedeutend zunimmt. Das Dentin dagegen verdickt sich mächtig, seine oberflächliche Schicht wird durchsichtig und enthält nur die feinsten Röhrchen, sie wird zu Vitrodentin, während die tieferen Schichten sich, besonders im Anschluß an die äußere Form des Zahnes, verschieden gestalten. Meist behalten sie die Struktur des typischen Dentins bei, mit dem Unterschied gegenüber dem Dentin höherer Wirbeltiere, daß sie von weitverzweigten Röhrchen, die nicht immer parallel laufen, durchzogen sind. Oft aber, und das ist besonders bei voluminösen Zähnen der Fall, bildet sich nur eine relativ dünne Dentinkappe aus, dagegen durchwachsen die Pulpa mehr oder weniger regelmäßig angeordnete Balken von Dentinsubstanz, in denen auch später die fürs Dentin charakteristischen Röhrchen sich aus-

bilden. Unsere Fig. 229 zeigt das Entstehen dieser Modifikation des Dentins, die durch ihr weiteres Wachstum die Pulpa auf ein relativ enges Kanalsystem zusammendrängt. So entsteht diejenige Hartsubstanz, welche OWEN Vasodentin, RÖSE (1897) Trabekulardentin und wir Trabekulin nennen (s. p. 355).

Der Zahnwechsel ist bei den Selachiern ein sehr lebhafter. Neubildung von Zähnen, meist unter mäßiger, aber konstanter Größenzunahme, erfolgt während des ganzen Lebens. Wie beim Embryo liegen die neuen Anlagen stets hinter den in Funktion befindlichen, in der Tiefe der Schleimhaut. Ist nun eine Generation von Zähnen abgenutzt, so rückt eine folgende an ihre Stelle. So findet eine beständige Fortbewegung der zahntragenden Schleimhaut nach vorn statt, wobei sie über den Kiefer wie über eine Walze hingleitet. Wie die jüngeren Zähne vorrücken, wuchern die Zellen am Hinterende der Zahnleiste, und es entstehen dort fortwährend neue Anlagen (ANDRE 1784).

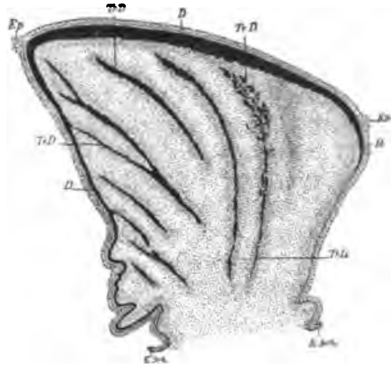


Fig. 229. Vorletzter Ersatzzahn aus dem Oberkiefer einer jungen Myliobatis aquila. *Ep* Epithelreste der Zahnleiste. *D* Dentin. *TrD* Trabekulardentin (Trabekulin). Vergr. 20. Nach RÖSE.

2. Modifikationen der Entwickelung bei den specialisierten Selachiern.

Im Anschluß an die Schilderung des typischen Verlaufs der Gebißentwickelung bei den Selachiern ist zu betonen, daß in gleicher Weise, wie bei den Teleostomen, der Prozeß durch die Specialisierung des Gebisses bei den Erwachsenen wesentlich modifiziert werden kann. Auf einen vollkommen abweichenden Zahnwechsel lassen Gebisse schließen, wie diejenigen von Cochliodonten oder von Edestus (KARPINSKI). Nähere Angaben besitzen wir über die Zahnentwickelung eines der aberrantesten Selachiergebisse, desjenigen von Myliobatis (TREUENFELS 1896), wo endgiltig nachgewiesen wurde, daß auch große, breite Pflasterzähne nicht durch Konkrescenz gebildet zu werden brauchen, sondern ihrer Entwickelung nach Einzelzähne sind.

Auch Gebisse, die im späteren Leben von den typischen Selachiergebissen stark abweichen, zeigen zu Beginn ihrer Entwickelung die typische Placoidform in den ersten, niemals funktionierenden Generationen. Es beweist dies den hohen Wert der ersten Zahngenerationen im Dienste der Phylogenie.

So hat RÖSE (1894, No. I) bei einem Chlamydoselachusembryo von 34 cm Länge dargethan, daß die Zähne in labial-lingualer Richtung im Unterkiefer eine mediane und sieben voneinander entfernt stehende laterale Reihen bilden. Die erste Generation derselben, welche am Uebergang der Kieferschleimhaut in die Oberhaut steht, besteht im Vorderabschnitt aus einspitzigen, im Hinterabschnitt aus zweispitzigen Zähn-

chen, die in der Größe zwischen einer Placoidschuppe und einem Zahn späterer Generationen in der Mitte stehen. Die etwas größeren Zähnchen zweiter Generation sind zwei- bis dreispitzig und leiten erst zu den typischen Zähnen über. Ebenso zeigte Miclucho-Maclay (1879), daß die ersten Zahngenerationen von Cestracion aus Elementen bestehen, die unter sich gleich und noch keineswegs den späteren Pflasterzähnen auf der Kiefermitte dieses eigentümlichen Gebisses ähnlich sind. Endlich hat auch Jaekel (1893) bei Myliobatis die ersten Zahngenerationen als aus runden Elementen bestehend geschildert und nachgewiesen, daß erst in den folgenden Generationen die für die erwachsene Gebißform so bezeichnende Querstreckung des Mittelzahns auftritt.

Durch die Freundlichkeit unseres Mitarbeiters, Herrn Prof. H. Schauinsland sind wir in der Lage, seine Beobachtungen über die Entwickelung des Holocephalengebisses mitzuteilen, welche er uns zu erstmaliger Publikation an dieser Stelle zur Verfügung stellt. Die bei den erwachsenen lebenden Holocephalen vorkommenden Formen sind nach ihm schon bei den Embryonen vorhanden. In keiner der Kauplatten (oben 4, unten 2) und auf keinem Stadium tritt eine Andeutung davon zu Tage, daß diese Gebilde durch Konkrescenz entstanden wären. Die erste Anlage erscheint als eine dünne, flache Dentinscherbe auf einer enorm verbreiterten Zahnpapille. Fast gleichzeitig mit ihr bilden sich im unterliegenden Bindegewebe Balken von Trabekulin, wie solches auch die Zahnplatten des erwachsenen Individuums ausfüllt. Zur Absonderung von Schmelz kommt es, trotzdem sich die Elemente der basalen Epidermisschicht strecken, nicht, wohl aber erscheint das Dentin an seiner Oberfläche mit einer Lage von Vitrodentin bedeckt. Innerhalb der Längskämme der Zahnplatten beobachtete Schauinsland langgestreckte Körper von einer andern Substanz, die er als weiches Dentin bezeichnet. Diese Körper treten erst in vorgerückteren Entwickelungsstadien auf und sollen möglicherweise der letzte Ausdruck einstiger Zahnfolgen sein.

D. Dipnoer.

Die eigentümliche Bezahnung der Dipnoer hat schon seit langem auch als entwickelungstheoretisch interessant gegolten, einmal wegen der vermutlichen Mittelstellung der Dipnoer zwischen Fischen und Amphibien, dann aber auch, weil diese Fischgruppe in allgemein anatomischer Hinsicht der Spekulation gewisse Anhaltspunkte darbot. In letztgenannter Richtung ist vor allem Owen vorgedrungen, während die späteren Untersucher das Studium der Dipnoer mehr von systematischem Gesichtspunkte ins Auge faßten. In neuerer Zeit hat Röse (1892, No. X) versucht, dem erwachsenen Gebiß von Protopterus allgemeinere Anschauungen abzugewinnen; doch haben sich diese nicht bewährt, als Semon (1899) auf Grund reichen embryologischen Materials den aufgeworfenen Fragen näher trat. Wenn nun auch Publikationen über Entwickelung des Zahnsystems von Protopterus und Lepidosiren noch ausstehen und manche Ergänzung erwarten lassen, so dürften doch die Hauptfragen, die an die Bezahnung der Dipnoer anknüpfen, bereits von letztgenanntem Autor an Ceratodus schon entschieden worden sein.

Zur Orientierung sei daran erinnert, daß sich das Gebiß der lebenden Dipnoer auf drei Paare von Zahnplatten reduziert, die fest

mit den unterliegenden Knochen verwachsen sind. Im Unterkiefer ist je eine Platte auf dem Operculare, im Oberkiefer eine der Opercularplatte an Größe entsprechende auf dem Palatopterygoid. Beide tragen an ihrer Kaufläche Kämme, die lingual konvergieren und mehr oder weniger die Kaufläche zerlegen. Dazu kommt ein Paar kleiner, bei Ceratodus mehrspitzig-schaufelartiger, bei Protopterus konischer Vomerzähne.

Wertvolle Aufschlüsse über die mutmaßliche Genese dieser eigentümlichen Gebißform sind von paläontologischer Seite gebracht worden. Schon Jaekel (1890) hat gezeigt, wie von den paläozoischen Phaneropleurinen her schrittweise eine Umwandlung des Gebisses bis zu den lebenden Dipnoern überleitet. Diese Umwandlung besteht darin, daß bei Phaneropleuron acht lingualwärts konvergierende Kämme noch ihre Abkunft von verschmolzenen Zahnreihen dadurch zum Ausdruck bringen, daß sich an ihnen die einzelnen Zahnspitzen noch mehr oder weniger selbständig ausbilden. Diese Selbständigkeit wird bei den jüngeren Dipnoern immer mehr aufgegeben. Ferner fanden sich bei Phaneropleuron Einzelzähne an den Kieferrändern, deren Existenz aus dem erwachsenen Zustand der lebenden Dipnoer nicht zu erklären ist. Sodann hat Traquair auch die Anfangsstadien dieses phylogenetischen Prozesses nachgewiesen, indem bei den paläozoischen Gattungen Uronemus und Conchopoma, die schon als primitive Dipnoer zu betrachten sind, das Gebiß aus isolierten Kegelzähnen besteht.

Bestätigten schon diese paläontologischen Befunde die Annahme, daß die Dipnoerkauplatten als Verschmelzungsprodukte zu betrachten seien, so wurde sie zur Gewißheit durch die schon erwähnte Untersuchung von Semon, der wir folgendes entnehmen.

Die Zahnentwickelung von Ceratodus beginnt im Stadium 44 mit Anlagen in der Mundschleimhaut, die denen anderer Fische völlig gleich sehen, also dem placoiden Typus angehören. Ihre Zahl nimmt aber äußerst rasch zu, sodaß schon in folgenden Stadien je vier in jeder Ober- und Unterkieferhälfte nachweisbar sind. Diese Anlagen lassen sich von nun an auch auf weiteren Entwickelungsstadien stets wiederfinden, und so ist der Zuwachs an neuen unschwer zu bemessen. Sie bilden zunächst lose in der Schleimhaut sitzende Dentinkegel, an deren Basis erst nachträglich ein weitmaschiges Netzwerk von Knochenbalken entsteht, das die verschiedenen Zahnspitzchen miteinander verbindet. Dieses Maschenwerk verbreitet sich immer mehr, nur in der Medianebene stoßen beide Hälften im Oberkiefer nicht zusammen. Im Unterkiefer freilich haben sich zwei kleine medial gelegene Zähnchen ausgebildet, deren Basis verwächst und die Medianebene überbrückt, wofern nicht überhaupt bloß eine mediane Zahnspitze vorhanden ist. Außerdem vereinigen sich in jeder Unterkieferhälfte nicht alle Zahnsockel zu einer einheitlichen Masse, sondern es entstehen je zwei einander parallel laufende Knochenbesätze des Meckel'schen Knorpels, ein innerer opercularer und ein äußerer, der mit dem inneren nicht verwächst und in der Folge eine Rückbildung erfährt. An ihm gehen später die Zahnspitzen verloren und er wird zu dem von Huxley als Dentale bezeichneten Knochen, der im erwachsenen Zustande an Masse hinter dem die Zahnplatten tragenden Operculare weit zurückbleibt und gänzlich zahnlos ist. Die Zahnspitzen des Dentale, offenbar die Antagonisten der Vomerzähne, sind es wohl auch, welche jenen vereinzelten Zähnchen am Kieferrande bei den älteren Dipnoern ent-

sprechen und hier ontogenetisch einen ursprünglichen Zustand des Stammes wiederholen.

Was den histologischen Bau der also sich entwickelnden Ceratoduszähne betrifft, so konnte SEMON keine Spuren von Schmelzbildung nachweisen. Die peripheren Schichten des Zahnes bestehen aus Vitrodentin, die Basen der Zahnspitzen aus Bindegewebsverknöcherungen, in denen auf geraume Zeit keine Osteoblasten eingeschlossen werden. Später allerdings umschließt der zahntragende Knochen auch Knochenkörperchen. Unter dem Vitrodentin hat sich während der weiteren Entwickelung Dentin mit unregelmäßig verästelten Röhren ausgebildet, das wir zum Trabekulin zu zählen haben.

So weit ist die Entwickelung des Ceratodusgebisses auf Stadium 48 gediehen. Es ragen jetzt die Einzelspitzen durch die Mundschleimhaut als scheinbar getrennte Kegel hervor. Trotz einem hohen Grade der Ausbildung gleicht dieses Gebiß in seiner äußeren Konfiguration noch sehr wenig dem des erwachsenen Ceratodus. Schnitte durch dasselbe zeigen aber eine überaus weitgehende Aehnlichkeit mit Dünnschliffen durch die Zahnspitzen paläozoischer Dipnoer. Im Laufe der Stammesgeschichte der Dipnoer vollzieht sich nun eine Verwachsung der ursprünglich getrennten Spitzen zu radialen Kämmen. Dabei nehmen die Basen der Zahnspitzen immer mehr zu, das Trabekulin verdrängt das Vitrodentin und seine Kanäle stellen sich senkrecht zur Oberfläche. Die Kämme treten zurück und machen einer immer breiter werdenden Kaufläche, wie sie die Gattung Ceratodus besitzt, Platz, die Zahnplatte wird von einer sekundären Pulpahöhle unterlagert und hat während des ganzen Lebens zu funktionieren. Nun fehlen in SEMON's Materialien gerade diejenigen Stadien der Ontogenie von Ceratodus, welche dieser phylogenetischen Verwandlung entsprechen. Aber es unterliegt wohl kaum einem Zweifel, daß auf den ontogenetisch letzten Zustand, der dem geologisch ersten entspricht, Stadien folgen werden, die ebenfalls die stammesgeschichtliche Entwickelung rekapitulieren.

Es muß hier nur im Anschluß an SEMON hervorgehoben werden, daß bei Verschmelzung der Zahnspitzen der Prozeß nicht in der Richtung der primären Zahnreihen erfolgt, sondern funktionelle Einflüsse dazu beitragen mögen, daß sich bei der Verschmelzung andere Kombinationen ergeben.

Von RÖSE (1892, No, IX) ist ein Zahnwechsel bei Dipnoern angenommen worden, da während der Schlafperiode von Protopterus



Fig. 230. Oberkieferzähne aus den Stadien $45^1/_2$ und 48 von Ceratodus Forsteri. Die Buchstaben bezeichnen die Reihen aufeinanderfolgender Einzelzähnchen und zwar *a*—*c* die des Oberkiefers, *v* die des Vomers. Vergr. 50fach. Nach SEMON.

eine Epithelschicht die Zahnplatte überzieht. Wir nehmen mit SEMON an, daß diese Epithelbedeckung eine Schutzvorrichtung gegen Austrocknung der Zahnplatten sei und ihre Entstehung einer jedesmaligen Wucherung der Mundschleimhaut verdanke. Ein Zahnwechsel kommt den Dipnoern nicht zu.

Eine augenfällige Weiterbildung des Gebisses, wie es uns bei den typischen Dipnoern entgegentritt, repräsentiert dasjenige der Arthrodiren, eigentlicher Riesenfische des Palaeozoicums, deren Zugehörigkeit zu den Dipnoern wohl kaum mehr zu bestreiten ist. Die Ontogenie dieser Gebißform ist aber noch unbekannt.

IV. Die Entwickelung des Gebisses bei den Sauropsiden [1]).

A. Amphibien.

Abgesehen von den irrtümlichen, weil auf unrichtiger Verallgemeinerung beruhenden Angaben LEYDIG's (1873) über die Zahnentwickelung der Amphibien, sind es die Arbeiten von S. SIRENA (1871), O. HERTWIG (1874*), RÖSE (1894, No. IV) und WIEDERSHEIM (1882), welche uns über diesen Gegenstand belehren.

„Wenn wir zunächst die Verteilung der Zähne untersuchen, so findet man Amphibienarten, bei denen fast jeder Knochen der Mundhöhle Zähne trägt, sowie anderseits vollkommen zahnlose Arten. Zwischen beiden stehen Formen, deren Knochen in verschiedener Kombination mit einem Zahnbesatz ausgerüstet sind. Die reichste Bezahnung besitzen im ganzen genommen die älteren Amphibienordnungen, die Apoden, Perennibranchiaten, Derotremen und Salamandrinen, die geringste dagegen die Batrachier.“ O. HERTWIG.

Zahntragend können demnach sein: Intermaxillare, Maxillare, Palatinum, Vomer, Parasphenoid (Plethodon), Dentale und Operculare. Fügen wir noch bei, daß bei fossilen Amphibien sogar noch die Kiemenbögen Zähne tragen können, so erweist sich damit der Bestand an zahntragenden Knochen als so reich, daß in ihm kein Unterscheidungscharakter gegen die Fische hin zu erblicken ist. Ein bürstenartiger Ueberzug von Zähnen kommt so gut wie bei Fischen auch hier auf den Gaumenknochen vor. Zwei- oder Mehrreihigkeit ist auch auf den Kieferknochen nicht selten, wenngleich zuzugeben ist, daß auch das Gebiß bei gewissen Anuren vollständiger Reduktion anheimgefallen ist. Was die Form des Einzelzahnes betrifft, so weicht sie nie so erheblich von der des Kegels ab, auch wo sie zweispitzig, rundlich oder mit labyrinthisch gewundener Wand auftritt. Weder nach den Reptilien noch nach den Fischen hin lassen sich durchgreifende Unterschiede im Zahnsystem für die Klasse der Amphibien aufstellen.

Nach RÖSE entstehen die ersten Anlagen der Zähne bei der Larve von Triton alpestris (7,5 mm Länge) in derselben Weise, wie die ersten Zahngenerationen der Fische, nämlich so, daß die zellen-

1) Es sind hier die Amphibien unter den Begriff Sauropsiden einbezogen worden, da nach den neueren paläontologischen Arbeiten sich keine durchgreifenden Charaktere mehr angeben lassen, welche die Aufrechterhaltung einer besonderen Wirbeltierklasse Amphibien rechtfertigten. Die Abtrennung der Amphibien von den Reptilien, welche seiner Zeit von MERREM (1820) ausschließlich auf Grund der Kenntnis lebender Angehöriger dieser Gruppe unternommen wurde, findet auch im Zahnsystem und seiner Entwickelung keinerlei Anhaltspunkte.

armen Bindegewebspapillen in das einschichtige Epithel kegelartig emporragen, ohne daß zuvor ein besonderer Epithelzapfen sich ins Mesoderm eingesenkt hätte. Ja, sie schieben sogar dieses Epithel kuppenförmig empor gegen die in Resorption begriffenen Epithelmassen, die noch die Mundhöhle verstopfen. Auf späteren Stadien stoßen wir alsdann auf Zahnanlagen, die sich in die Tiefe gesenkt haben und die Uebergangszustände darstellen zwischen solchen Zähnen, die placoid entstehen, und solchen, die sich von einer Leiste aus bilden. Die Anlage der Ersatzleiste kann sich verschieden bilden, entweder sie geht neben der ersten Zahnanlage direkt vom Epithel aus, oder sie ist bereits auf die tiefer ins Mesoderm eingewucherte Epithelscheide des ersten Zahnes übergegangen. Ja, wir finden sie sogar bei der Bildung mehrerer aufeinander folgender Zahnanlagen in breitester Verbindung mit dem Epithel. Einen mittleren Zustand veranschaulicht unsere einem älteren Stadium von Triton entnommene Figur. Hier ist bereits eine Zahnreihe in Aktion getreten. Schmelz und Dentin sind wohl ausgebildet, und der Zahn ist mit dem unter ihm liegenden Dentale verwachsen. Hinter ihm senken sich drei Anlagen von Ersatzzähnen ins Bindegewebe ein, sowie die, soviel bekannt, während des ganzen Lebens weiterwuchernde Ersatzleiste.

Die Anuren stehen in Bezug auf Zahnentwickelung zu den Urodelen in einem gewissen Gegensatz. Während nämlich bei diesen die Zahnentwickelung in sehr frühe Embryonalstadien fällt, tritt sie bei den Anuren, die ja in der Jugend einen Hornschnabel besitzen, erst ziemlich spät während des Larvenlebens auf.

Besonderer Erwähnung bedarf das Entstehen des Sockels der Zähne. O. Hertwig fand, daß „an der Innenseite der Epithelscheide eine dünne Lage einer homogenen Grundsubstanz entsteht, welche, unter der Zahnkrone dicker ist, weiter nach abwärts sich membranartig verdünnt. Einwärts von ihr haben sich die oberflächlichen Zellen der Papille zu Spindelzellen umgestaltet und bilden eine epithelartig angeordnete Schicht, welche sich nach oben direkt in die Odontoblastenschicht fortsetzt, nach unten bis zur Basis der Anlage herabreicht. Der homogene Streifen ist die Anlage des Cements“.

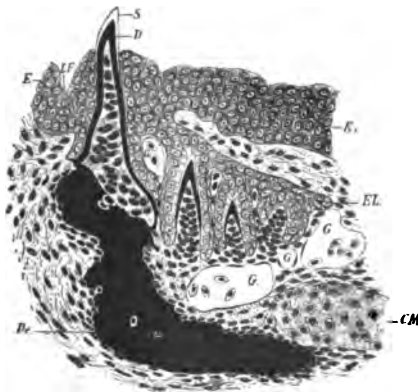


Fig. 231. Triton cristatus, 4 cm lang. Querschnitt durch die vordere Hälfte des Unterkiefers. *De* Dentale. *CM* Meckel'scher Knorpel. *G* Blutgefäße. *E* äußeres Epithel. *E*, Mundhöhlenepithel. *LF* Lippenfurche. *EL* Ersatzleiste. *S* Schmelz. *D* Zahnbein. Vergr. 100. Nach Röse.

Auch Resorption alter Zähne findet bei Amphibien in ausgiebigerem Maße statt. Einzelne Zähne, meist an der Basis, sind von Grübchen und Rauhigkeiten bedeckt, in denen vielkernige Zellen von bedeutender Größe die Dentin- und Cementmasse zur Auflösung bringen.

B. Reptilien.

Wofern wir die Reptilien in ihrer Gesamtheit und nicht nur in den gerade heute lebenden Formen erfassen, ist die Gestaltung ihres Zahnsystems eine äußerst mannigfaltige, und mit ihr wechselt auch entsprechend der Zahnbildungsprozeß. Aber weder im erwachsenen Zustande, noch im Entwickelungsleben zeigt das Gebiß einen gerade für die Klasse der Reptilien einheitlichen Charakter. In den niedersten Formen lehnt es sich ohne Kluft an das der Amphibien und Fische an, zeigt aber physiologisch und genetisch Uebergangsformen, die nach den Säugetieren hinüberleiten, nach denen hin jedoch die Abgrenzung eine schärfere ist als nach unten. Der Schilderung der Zahnentwickelung bei einzelnen genauer bekannten Reptiltypen schicke ich einige vergleichend-anatomische Bemerkungen voraus.

Soweit bei Reptilien eine knöcherne Unterlage auftritt, können von der gesamten Mundschleimhaut Zähne auf ihr produziert werden, und zwar auch auf den Gaumenknochen, wie bei Fischen. Nur auf den Sphenoidknochen und den Kiemenbogen sind bis jetzt keine Zähne beobachtet. Ein Gaumengebiß kommt vorwiegend den phyletisch älteren Formen zu. Es kann ebenso in unregelmäßig mehrreihigen Zahnpolstern angeordnet sein, wie bei Fischen. Auf den Gaumenknochen sowohl als in den Kiefern sind die Zähne stets in einer oder mehreren Reihen angeordnet und werden von Zahnleisten aus ersetzt. Zahl und Form der Einzelzähne ist sehr verschieden und erschwert eine bestimmte Homologisierung. Wir begegnen denselben physiologischen Anpassungen bei herbivoren und carnivoren Formen wie unter den Fischen. Ihnen entsprechend modifiziert sich auch der Zahnwechsel in den verschiedenen Gruppen, zu deren gesonderter Betrachtung wir jetzt überzugehen haben. Von der Entwickelung des Gebisses der meisten fossilen Reptilien können wir uns nur auf Grund der Kenntnis lebender Amphibien und Reptilien einen Begriff machen, dadurch daß wir aus der Aehnlichkeit der Gebißform auf die Form des Zahnersatzes, für die nur spärliche Anhaltspunkte vorliegen, zurückschließen. Eine große Zahl fossiler Reptilien schließt sich in Gebiß und Zahnersatz am ehesten den Krokodilen an, wir haben sie daher dort erwähnt.

1. Theromorphen.

Die größte Mannigfaltigkeit von Gebißform und Zahnersatz finden sich bei den Theromorphen. In dieser Gruppe ist Kiefergebiß und Gaumengebiß auf allen möglichen Stadien der Vollkommenheit anzutreffen, sogar bis zu gänzlicher Rückbildung (Oudenodon). Die primitivsten Formen besitzen auf den Gaumenknochen noch reichliche Zahnpolster, von denen anzunehmen ist, daß sie nicht einmal von Zahnleisten, sondern in derselben unregelmäßigen Weise wie bei Fischen ersetzt worden seien. Daneben kommen aber auch Gaumengebisse vor, die aus regelmäßigen Reihen kleiner Zähne bestehen und wohl ebenso wie die Gaumenzähne der Schlangen von Zahnleisten aus ersetzt wurden. In den Kiefern von Pareiosauriern fand zweifellos ein ähnlicher Zahnwechsel, wie bei den Krokodilen statt, denn Owen bildet bereits Zähne ab, die von einem Ersatzzahn verdrängt werden. Dagegen war die Kieferbezahnung der Theriodontier monophyodont, und bis jetzt sind keine Gründe vorhanden, anzunehmen, daß bei ihnen ein Wechsel stattgefunden habe.

Von einer gewissen Bedeutung für die Beurteilung der Säugetiermolaren sind einige Thatsachen, die sich diesem und verwandten Reptilstämmen entnehmen lassen. Das Bedürfnis, die Kaufläche in den hinteren Abschnitten des Kiefers zu verbreitern, erzeugt ganz verschiedene Umbildungen dieser Gebißpartie. Bei Empedias (COPE) und Diademodon (SEELEY) geschieht die Verbreiterung dadurch, daß sich der Einzelzahn in der Wangengegend verbreitert. Er nimmt alsdann vollständig die Gestalt eines Säugetiermolaren an. Bei Pantylus und Helodectes (COPE) hingegen, sowie auch bei Plesiosaurus (OWEN) und Hyperodapedon (LYDEKKER) finden wir im hinteren Abschnitt der Unterkiefer Verbreiterung der Kaufläche dadurch erreicht, daß innerhalb der gewöhnlich vorhandenen Reihe von Kieferzähnen mit dieser noch weitere gleichzeitig in Aktion treten, ohne daß indes eine Verschmelzung eintreten würde.

2. Rhynchocephalen.

Für die Rhynchocephalen sind vielfach ähnliche Gebiß- und Zahnersatzformen wie für die Theromorphen festzustellen, und in ihren niedersten Vertretern (Proterosaurus SEELEY) schließen sie sich jenen vollkommen an oder weichen so stark ab, wie Hyperodapedon, bei welchem im Oberkiefer ausschließlich das Palatinum bezahnt war und während des Lebens wahrscheinlich ein beständiger Zuwachs von Zähnen am Hinterrande stattfand, ohne daß die vorderen entfernt wurden (BURCKHARDT). Bei Simaedosaurus begegnen wir einem reichen unregelmäßigen, aus winzigen Elementen bestehenden Gaumengebiß, das sich in keiner Weise von ähnlichen bei Fischen unterscheidet und wohl sekundär in Anpassung an die aquatile Lebensweise erworben ist. Diesen Formen gegenüber besitzt die einzige lebende, Hatteria, ein relativ einfaches Gebiß, dessen Entwickelung wir besonders im Anschluß an die Untersuchungen von GÜNTHER, SCHAUINSLAND (1900), HOWES und SWINNERTON (1901) und H. S. HARRISON (1901) kennen zu lernen haben.

Das Gebiß der erwachsenen Hatteria besteht aus kegelförmigen, seitlich komprimierten Zähnen, die nicht bloß dem Knochen aufgewachsen sind, sondern teilweise noch von ihm an der Basis mit Substanz bedeckt werden. Sie bilden eine fortlaufende Reihe im Unterkiefer, welche zwischen zwei Reihen des Oberkiefers eingreift, deren eine, äußere, auf dem Maxillare und Praemaxillare, deren andere, innere, auf dem Palatinum verläuft; dazu kommen noch unbeständige, offenbar in Reduktion begriffene Zähnchen auf dem Vomer.

Die Entwickelung dieses Gebisses beginnt im dritten Monat der Bebrütung, und es bilden sich unmittelbar unter der Oberfläche des Epithels an sechs Stellen winzige Zahnanlagen, nämlich je zwei in Ober- und Unterkiefer und zwei neben den Choanen, welch letztere der palatinalen Reihe angehören. Ihnen folgen weitere, bis die Zahl von etwa 36 erreicht ist. Sie gehen alle nach und nach in die Epidermis über und werden beim Ausschlüpfen abgeworfen. Während des weiteren Lebens im Ei bildet sich alsdann eine eigentliche Zahnleiste mit einer Ersatzleiste aus. Ein Teil der Epidermiszellen über den Zahnanlagen nimmt sogar Sternform an. Das Gebiß des ausschlüpfenden Embryo kommt nun nach H. S. HARRISON dadurch zu stande, daß die Elemente einer zweiten Dentition stellenweise auseinanderrücken und diejenigen einer nachfolgenden zwischen sich treten lassen. Ja, in der Praemaxilla

bei einem Embryo von 21,2 cm würden im Laufe der Entwickelung schon fünf verschiedene Zahngenerationen, die zum Teil schon wieder rückgebildet wären, in Betracht kommen. Die „Schneidezähne" der erwachsenen Hatteria sind allerdings aus zwei Spitzen zusammengesetzt, aber diese sind nicht unter sich verschmolzen, sondern durch

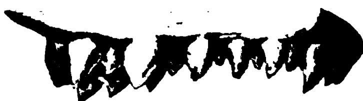


Fig. 232. Obere Bezahnung einer Hatteria von 10 cm. Der Zwischenkiefer zeigt noch drei Zähne, der Oberkiefer elf, deren alternierende Stellung zu beachten ist. Dahinter vier Palatinzähne. Nach einem Präparat von G. THILENIUS gez. von E. SAUERBECK.

Knochensubstanz zusammengehalten, welche zwischen ihnen herunterwächst zu einer Zeit, wo noch drei Einzelspitzen vorhanden sind, deren eine völlig verschwindet. Wenn nun die alternierende Serie vollendet ist, findet ein mehr oder weniger vollständiger Zahnwechsel statt, bis es zur Ausbildung einer Reihe von Zähnen kommt, die einander alle an Größe gleichen. Gleichzeitig werden am hinteren Ende der Zahnreihe neue Elemente zugefügt. Wie lange der Zahnersatz in der postembryonalen Jugend des Tieres fortdauert, ist nicht bekannt, doch scheint er bald zu erlöschen.

Schmelz wird, wenn überhaupt, nur in ganz geringen Lagen abgesondert (SCHAUINSLAND).

3. Lacertilier.

Das Gebiß der Eidechsen zeigt nicht eben einen einheitlichen Charakter, ebenso auch die Zahnentwickelung. Von dieser kennen wir einzelne Typen, die unter sich mehr oder weniger abweichen und die daher gesondert zu betrachten sind.

Die Eidechsen reihen sich den Rhynchocephalen und Theromorphen direkt an dadurch, daß viele derselben nicht nur ein Kiefergebiß, sondern auch ein mehr oder weniger vollständiges Gaumengebiß besitzen, doch sind von diesem auf den verschiedenen Knochen nur ein- oder wenigreihige Formen bekannt. In vielen Fällen scheint Zahnersatz während des ganzen Lebens stattzufinden, während bei anderen wiederum die Zahl der Dentitionen beschränkt ist.

Ueber die Entwickelungsgeschichte des Eidechsengebisses orientieren uns Arbeiten von SIRENA (1872), CARLSSON (1896), LECHE (1893), RÖSE (1893, No. III).

An mehreren Stadien von Iguana tuberculata konnte LECHE (1893) folgende Eigentümlichkeiten der Zahnentwickelung feststellen. Die ersten Zahnanlagen treten bei Embryonen von 24 Tagen auf, und zwar in Gestalt einer rein an der Oberfläche liegenden Erhebung und Verdickung des Kieferepithels. Die Zahnanlagen erster Generation senken sich nicht gegen das Mesoderm ein. In dieser Verdickung bilden sich, leider ließ sich der Prozeß nicht im einzelnen verfolgen, rudimentäre verkalkte, oberflächlich gelegene Zähnchen, die, zur Funktionslosigkeit verurteilt, lange vor der Geburt verkümmern. Die zweite und die folgenden Zahngenerationen gestalten sich folgendermaßen. Die zweite Generation wird von der gegen das Mesenchym vorgestülpten Epidermis gebildet, aber immerhin noch in so oberflächlicher Lage, daß es nicht zur Abschnürung eines eigentlichen

Schmelzorgans kommt. Das lingual gelegene tiefe Ende der eingesenkten Schmelzleiste faltet sich und bildet die Anlage eines Zahnes dritter Generation. Das Entwickelungstempo ist ein ziemlich rasches, denn beim Embryo von 77 mm finden wir die Zähne erster Generation verschwunden, die zweiter Generation an der Basis mit dem Kieferknochen verwachsen, an der Spitze durch die Schleimhaut durchgebrochen. Unter diesem Zahn lauert bereits eine ziemlich weit fortgeschrittene Anlage dritter und neben ihr eine erst in der Abscheidung des Dentins begriffene vierter Generation.

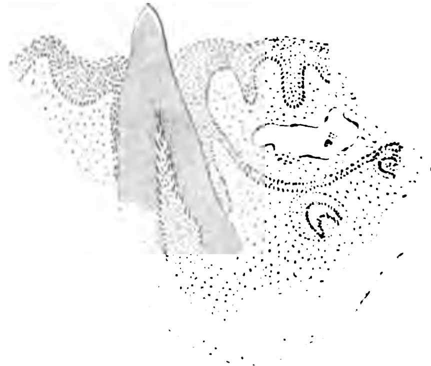


Fig. 233. Lacerta vivipara, Oberkieferzahn und 2 Ersatzzähne desselben. Schwach vergr.

Diesem Stadium entspricht auch die nebenstehende Figur, welche einen Oberkieferzahn und seine Ersatzzähne von Lacerta vivipara versinnlicht.

Aehnlich schildert Carlsson (1896) die Zahnentwickelung bei Agama, nur daß hier auch an gewissen Stellen, z. B. hinter den Schneidezähnen, Zahngenerationen vorkommen, die nur einmal auftreten und später nicht mehr ersetzt werden, und daß ferner die Zahnerneuerung eine spärlichere als bei Iguana ist; die Schmelzleiste dringt tief ein, wo mehrere, seicht, wo nur eine Zahngeneration ausgebildet wird.

Eine besondere Untersuchung hat Röse (1893, No. III) der Zahnentwickelung des Chamäleons gewidmet. Hier wird nur eine Zahngeneration ausgebildet, die Keime einer folgenden verkümmern. Dagegen findet am hinteren Kieferende eine beständige langsame Umbildung von Zähnen statt, die zu den schon vorhandenen hinzuwachsen.

4. Schlangen.

Schon im 18. und zu Beginn des 19. Jahrhunderts stoßen wir auf eine reiche Litteratur über Entwickelung des Schlangengebisses. Insbesondere waren es die gefürchteten Giftzähne, deren rascher Ersatz die Forscher fesselte. In neuerer Zeit förderten Leydig (1873), Tomes (1875, 1876), Reichel (1883), Röse (1894, No. II), Voerckel (1895), Kathariner (1897), anschließend an histologische Grundlagen unsere Kenntnis über die Gebißentwickelung der Schlangen. Hierbei blieb jedoch immer noch im Vordergrunde des Interesses die Entwickelung des Giftzahns, während unsere Erfahrungen über die primitiveren und reduzierten Formen des Schlangengebisses noch recht unvollkommen genannt werden müssen.

Zahntragend sind bei den Schlangen überhaupt Dentale, Praemaxillare, Maxillare, Palatinum, Pterygoideum. Da und dort können Diastemata auftreten, ja die Zähne auf sonst zahntragenden Knochen auch ganz fehlen; so besitzen die Typhlopiden nur im Oberkiefer, die Glauconiiden nur im Unterkiefer Zähne. Im allgemeinen ist die Zahnzahl eine bedeutende, so giebt Leydig (1873) für die Ringelnatter an, daß deren etwa 130 gleichzeitig in Funktion sind. Eine ganz besondere Modifikation erfährt das Schlangengebiß bei den Pro-

teroglyphen und Solenoglyphen, wo es zur Ausbildung der eigentümlichen Giftzähne auf dem Maxillare kommt und wo auch der Zahnentwickelungsprozeß von dieser Specialisierung affiziert wird. Bekanntlich zeichnen sich die Giftzähne aus durch Größe, ferner durch Ausbildung des „Giftkanales“ einer geschlossenen Furche an der Vorderseite des Zahnes, die allmählich vom Zahn so umwachsen wird, daß nur noch eine Oeffnung an der Ober- und eine an der Unterseite der ursprünglich seichten Furche übrig bleibt; eine weitere Eigentümlichkeit dieser Zähne besteht darin, daß dem Maxillare jedesmal der älteste Zahn fest aufwächst. Ueber die Entwickelung der gewöhnlichen Schlangenzähne macht LEYDIG die Angabe, daß neben jeder funktionierenden Zahnreihe einwärts von ihr noch zwei von einer Ersatzleiste ausgebildete jüngere Zahngenerationen lauern. Eine besondere Modifikation der Gebißentwickelung tritt uns in der Bildung des echten Eizahns entgegen (nicht mit der Eischwiele identisch), welchen JOH. MÜLLER nicht nur bei Schlangen, sondern auch bei Eidechsen beobachtet hat. Bei der Kreuzotter hat RÖSE (1892 No. V) die Entwickelung dieser embryonalen, histologisch vollkommen wirklichen Zähnen entsprechenden Gebilde untersucht und gefunden, daß sie aus den Anlagen der Prämaxillarzahnleiste hervorgehen. Sie gehören deren erster Generation an und werden paarig angelegt; der linke Keim wird früh zurückge-

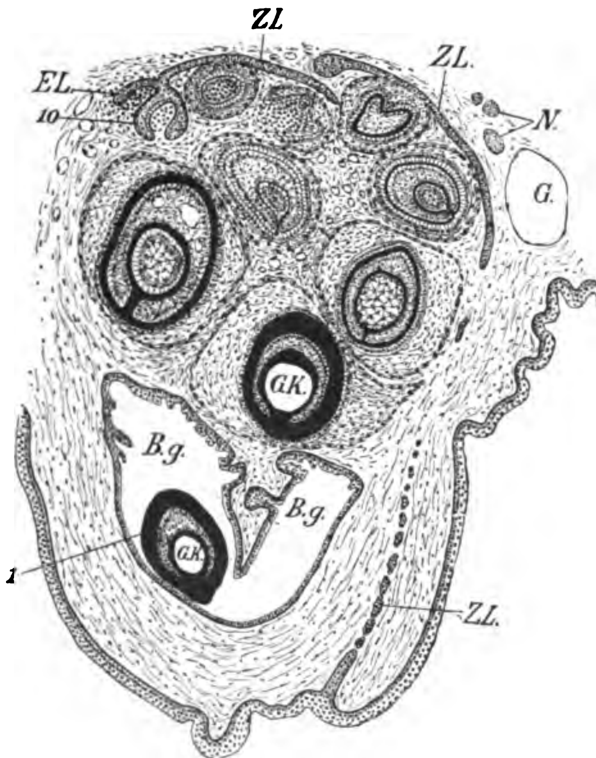


Fig. 234. Querschnitt durch den Oberkiefer einer jungen Kreuzotter. *ZL* Reste der früheren Zahnleiste. *1* in Thätigkeit befindlicher Giftzahn, dessen dargestelltes vorderes Ende frei in der Zahnfleischtasche *Bg* (Bursa gingivalis) liegt. *10* jüngster Ersatzzahn der Giftzähne. *GK* Giftkanal. *EL* Ersatzleiste, freies Ende der Zahnleiste. *G* Gefäß. *N* Nerven. Vergr. 62. Nach RÖSE.

bildet, und nur der rechte gelangt zur Ausbildung, um beim Durchbrechen der Schale benützt und alsdann abgeworfen zu werden.

Der Giftzahn und seine Ersatzzähne bilden sich nach den Untersuchungen desselben Autors, sowie der oben erwähnten folgendermaßen.

Bei der Kreuzotter treten die ersten Anlagen der Zahnleiste bei Embryonen von 4,5 mm Kopflänge auf. Bei 10 mm, wenn der oben erörterte Eizahn bereits ausgebildet ist, ist seitwärts von ihm die Oberkieferleiste bereits gegen das Mesoderm vorgewuchert und hat eine rudimentäre erste Giftzahnanlage erzeugt. Den Querschnitt eines bedeutend älteren Stadiums, nämlich einer ausgeschlüpften jungen Kreuzotter giebt unsere Figur 234 wieder. Die Zahnleiste hat sich unter Hinterlassung einiger Rudimente völlig vom Kieferepithel abgelöst und ist in weitem Bogen um die von ihr ausgebildeten Zähne herumgewachsen. Ihre Verbindung mit ihnen ist auf diesem Querschnitt nicht wiedergegeben, obschon sie noch vorhanden ist. Der Giftzahn und seine Nachfolger sind hier meist quergetroffen und befinden sich auf verschiedenen Stadien der Entwickelung; so zeigen die Anlagen (oben rechts) eben den Schluß der Zahnrinne zu einem Kanal, dem späteren Giftkanal. Unter dem Einfluß der seltsamen den Zahn modifizierenden Funktion hat also die Zahnleiste hier eine gesteigerte Produktion von Ersatzähnen entwickelt, deren Zahl bis auf 10 wachsen kann. Diese Zahnproduktion dauert natürlich, wie auch die der übrigen Schlangenzähne, während des ganzen Lebens fort. Während des Sommers wird nach Kathariner's Beobachtungen der Giftzahn alle sechs Wochen gewechselt. Infolge davon muß jedesmal die Verbindung zwischen Giftzahn und Giftdrüse neu hergestellt werden.

5. Krokodile.

Abgesehen von den älteren Schilderungen Rathke's (1848) und Hoffmann's (1890) hat uns erst Röse (1893, No. V) eine umfassende und einwandfreie Darstellung von der Zahnentwickelung der Krokodile gegeben. An zehn verschiedenen Stadien von Crocodilus porosus gelang es ihm, Nachfolgendes festzustellen: Bei einem Embryo von einer Kopflänge von 5 mm ist vom Meckel'schen Knorpel noch keine Spur vorhanden, aber schon erhebt sich die erste Anlage der Zahnleiste auf dem Schnitte in Gestalt einer Spindel, die auf vier bis fünf Zelllagen anschwillt, während die übrige Epidermis deren bloß zwei besitzt. Am Oberkiefer zeigt die Zahnleiste unmittelbar darauf zwei Wellen, deren Berge zu Zahnpapillen werden, die mit zwei weiteren, hinter ihnen entstehenden das gemeinsam haben, daß sie sich nicht ins Mesoderm einsenken, sondern vielmehr gleich einem von einem Wall umzogenen Hügel über die Mundschleimhaut emporragen. Bei 8 mm Kopflänge hat diese Zahnserie ihre Ausbildung erreicht, und bereits sind die Zahnpapillen mit einem Dentinhütchen überzogen. Eine Verbindung durch eine Zahnleiste haben sie nicht erfahren, dagegen beginnen sich die Zahnanlagen nunmehr etwas gegen das Mesoderm vorzuschieben, und über ihnen lockert sich das Epithel zu einer Modifikation, die man als primitives Sternzellengewebe bezeichnen kann. So bei einer Kopflänge von 12 mm. Gleichzeitig tritt aber mehr oder weniger gesondert von dieser ersten Serie von Zähnen median von ihr in geringer Entfernung eine kontinuierlich den Kiefern entlang laufende Zahnleiste auf, die tief ins Mesoderm dringt, dort sich stellenweise

verbreitert und Papillen des Mesoderms umgreift. So kommt das Stadium zu stande, welches uns RÖSE auf Fig. 235 wiedergiebt und zu dessen Verständnis einige Worte beizufügen sind. In ihm sind durch Rekonstruktion veranschaulicht der MECKEL'sche Knorpel, die Deckknochen und die Mundschleimhaut des Unterkiefers. Weggelassen ist das mesodermale Gewebe, also auch die Zahnpapillen selbst. Ab-

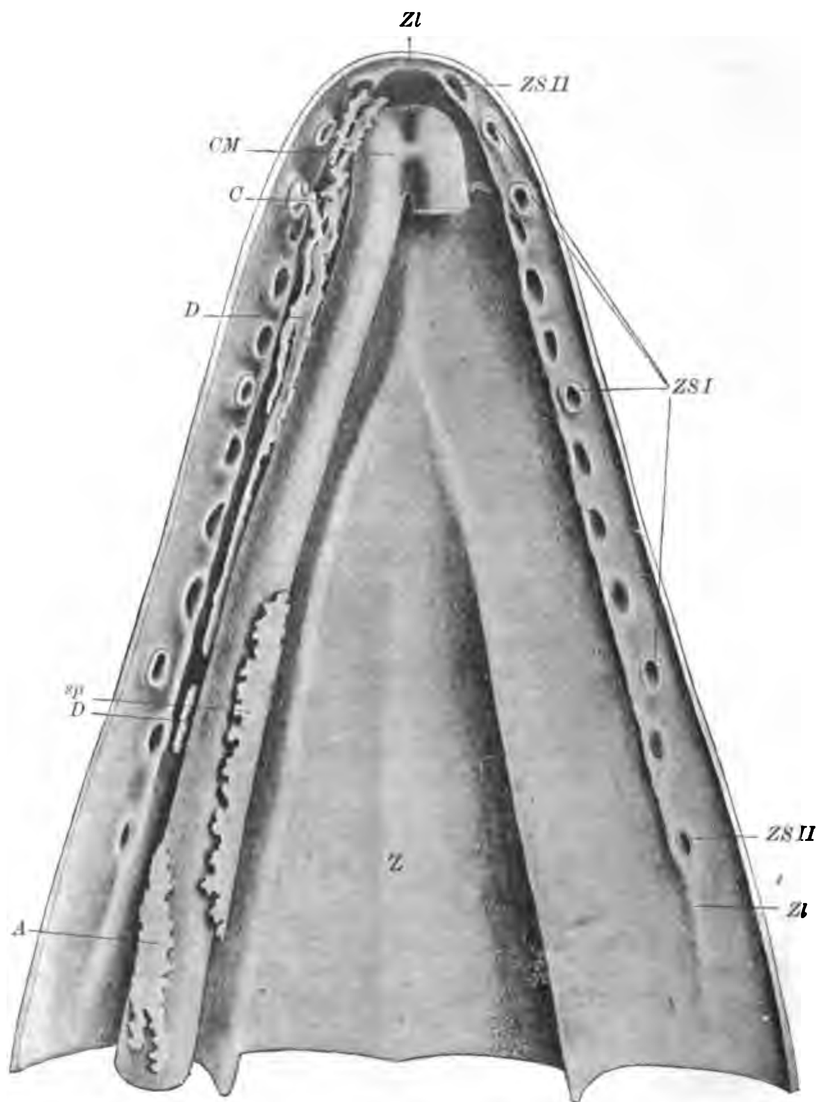


Fig. 235. Crocodilus porosus, Kopflänge 12,5 mm. Modell der epithelialen, knorpeligen und knöchernen Teile des Unterkiefers in ventraler Ansicht. *ZS I* erste Zahnserie. *ZS II* zweite Zahnserie in Verbindung mit der Zahnleiste. *Zl* Zahnleiste. *Z* Zunge. *CM* Cartilago Meckelii. *A* Angulare. *Psp* Praespleniale. *D* Dentale. *C* Verbindung des Dentale mit dem Cementsockel des zweiten Zahnes erster Serie. Vergr. 25 fach. Nach RÖSE.

gesehen von der speciellen Anlage der Zähne, zeigt uns das Modell besonders schön den wesentlichen Unterschied zwischen den beiden bisher angelegten Zahngenerationen: die Anlagen erster Serie treten nicht an einer Zahnleiste auf wie die der zweiten. Fernerhin ist von prinzipieller Bedeutung die Thatsache, daß das Dentale mit dem Sockel eines Zähnchens erster Serie in Verbindung betroffen wird. Wir haben bereits p. 372 auf dieses Vorkommnis hingewiesen.

Nach diesem Stadium beginnen die folgenden Veränderungen Platz zu greifen: Die Zahnanlagen der ersten Serie bleiben zurück, überziehen sich nur zum Teil mit Schmelz und fallen bald, ohne funktioniert zu haben, aus. Die Zahnanlagen der zweiten Serie bleiben zum Teil auf demselben Stadium wie die der ersten Serie stehen; nur zum Teil bilden sie sich jedoch weiter zu Zähnen mit schmelzbedeckter Krone und offener Wurzel, um sie herum entsteht eine offene Knochenrinne. Diese Zähne durchbrechen alsdann das Zahnfleisch. Ihre Wurzeln aber werden auf diesem Stadium bereits in Resorption angetroffen. Unterdessen hat sich die Zahnleiste erheblich umgebildet und weiterentwickelt. War sie anfangs eine bloße Epitheleinsenkung, an der sich die Knospen für die zweite Zahnserie bildeten, so überläßt sie alsbald die Knospen ihrer Weiterbildung und wächst labialwärts aus. Hierbei löst sie sich teilweise von ihrem Mutterboden ab, verliert den Charakter einer Schleimhautfalte und erfährt zahlreiche siebartige Durchbrechungen; nur durch wenige Brücken steht sie jetzt noch mit der Mundschleimhaut in Zusammenhang, bildet aber einen dem Meckel'schen Knorpel parallel laufenden Strang, der nun die Produktion weiterer Ersatzzähne übernimmt. Prinzipiell gleich verhält sich die Zahnleiste des Oberkiefers. Diesen späteren Zustand veranschaulicht Fig. 236, die ebenfalls auf Rekonstruktion beruht. Sie zeigt uns ein Stück der Oberkieferbezahnung. Rechts ist ein Zahn des linken Oberkiefers, links mehrere des rechten Oberkiefers in umgekehrter Lage dargestellt. Nur ein kleines Stück des Kieferepithels ist wiedergegeben, und zwar dasjenige, durch welches die zweite und dritte Zahnanlage der zweiten Serie mit ihren Spitzen eben durchbrechen. Von diesen ist die erstere rudimentär geblieben, die letztere aber hat sich, wie auch die beiden ersten Anlagen, weiterentwickelt. Nichtsdestoweniger droht auch diesem, sowie der dritten Anlage der zweiten Serie der Untergang; denn bereits hat sich eine dritte Serie anlegt, deren Ausbildung die Angehörigen der zweiten Serie verdrängt. Diese Anlagen sind nur in der rechten Hälfte des Oberkiefers abgebildet. Besonders imponiert der dritte Ersatzzahn, dessen Wachstum bereits die Resorption der Wurzel seines Vorgängers veranlaßt hat. Die Zahnleiste hat sich auf diesem Stadium völlig von der Mundschleimhaut abgelöst und ist nur noch ein dünner, wenn auch lebenskräftiger Strang. An einer Stelle, nämlich lingual vom zweiten Zahn der dritten Serie, läßt sie eine leichte Grube erkennen. Das ist bereits die Anlage eines Zahnes vierter Serie. Diese Knospe wird sich in der Folge von der Zahnleiste labialwärts ebenso abschnüren wie die des Vorgängers, die Zahnleiste wuchert lingualwärts weiter und erzeugt während des ganzen Lebens neue Zahngenerationen.

Wie die Hartgebilde der Zähne und ihre Ersatzzähne sich verhalten, zeigt Fig. 237, die als typisch für die meisten Kegelzähne der Reptilien sowohl als der Zahnvögel gelten kann. Der Ersatzzahn

erzeugt an der lingualen Fläche der Wurzel seines Vorgängers eine allmählich sich erweiternde und nach unten hin durchbrechende Grube. Dadurch drängt er sich in die Pulpa des zu ersetzenden Zahnes ein und stößt diesen mit fortschreitendem Wachstum aus.

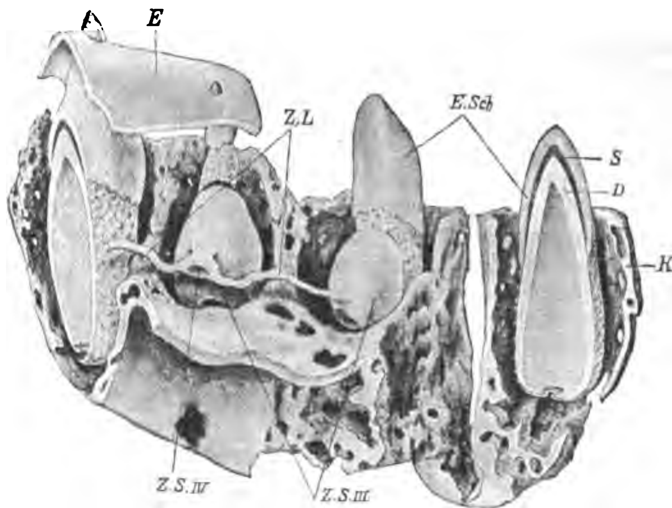


Fig. 236.



Fig. 237.

Fig. 236. Crocodilus porosus, Körperlänge von 25 cm. Die 3 ersten Zähne des rechten und der erste des linken Oberkiefers. *ZSIII* dritte, *ZSIV* vierte Zahnserie. *ZL* Zahnleiste. *E* Kieferepithel. *ESch* Epithelscheide der beiden ersten Zähne. *S* Schmelz. *D* Dentin. *K* Knochenalveolen. Vergr. 17fach. Nach Röse.

Fig. 237. Crocodilus porosus, junges Tier. In Resorption begriffener Zahn mit dem Zahnscherbchen seines Nachfolgers in natürlicher Lage. Vergr. 3fach. Nach Röse.

Erst wenn die Krokodilzähne dem Durchbruche nahe sind, lagert sich um die Wurzel eine dünne Cementschicht.

Endlich ist hervorzuheben, daß das Tempo des Zahnersatzes bei den Krokodilen nicht in allen Teilen der Kiefer dasselbe ist; die Zahngenerationen durchdringen sich mannigfach, und während ein Zahn einer bestimmten Serie angehört, kann sein Nachbar einer vorangehenden oder späteren angehören.

6. Uebrige Reptilien.

Der für die Krokodile geschilderte Modus des Zahnersatzes gilt nun aber nicht nur für diese Gruppe der Reptilien, sondern wir können aus der Uebereinstimmung späterer Stadien mit Vorkommnissen bei fossilen Reptilien den Schluß ziehen, daß auch bei diesen der Zahnersatz sich in ähnlicher Weise wird vollzogen haben, so in den Kiefern der Pareiosaurier, der Ichthyosaurier, der Sauropterygier, der Patagiosaurier und der Mehrzahl der Dinosaurier.

Während sich im allgemeinen die Zahnformen der Dinosaurier denjenigen der Krokodile anschließen, sind doch einige fossile Dinosaurier bekannt, die uns einen sekundär veränderten Zahnwechsel vermuten lassen. Bei Diplodocus longus hat Marsh im Unterkiefer hinter dem funktionierenden Zahn bereits sechs Ersatzzahnanlagen, die Hartgebilde ausgeschieden hatten, angetroffen; die Zahl der Anlagen in ein und demselben Querschnitt wird also auch noch etwas höher gewesen sein. Eine ganz eigentümliche Entwickelungsbahn hat der Zahnersatz bei den ornithopoden Dinosauriern eingeschlagen. In dieser Abteilung der Reptilien sind wir durch Marsh mit einer Reihe von Reptilien des oberen Jura und der Kreide bekannt geworden, welche, mit mäßigen Dimensionen anhebend (Camptosaurus), sich durch mehrere Etappen hindurch (Iguanodon, Claosaurus) zu seltsamen Riesenformen (Hadrosaurus) umgebildet haben. In Zusammenhang mit dieser Stammesentwickelung nimmt die Zahl der in einer Reihe stehenden Einzelzähne des Kiefers um etwa das Dreifache zu, die Einzelzähne nehmen an Größe ab, sie konzentrieren ihren Schmelz im Oberkiefer auf die labiale, im Unterkiefer auf die linguale Fläche, sie kauen sich immer rascher ab; infolgedessen rücken schließlich mehrere Generationen derselben gleichzeitig ins Treffen, um eine gemeinsame Kaufläche zu bilden. Während wir bei den Krokodilen sahen, daß die Ersatzzähne je nach Bedürfnis und nicht jede Generation gleichzeitig in Funktion treten, ist hier in dieser Beziehung eine größere Regelmäßigkeit eingetreten, die auch mit einer regelmäßig alternierenden Stellung der Einzelzähne verbunden ist. Der Zahnwechsel wird hier in ähnlicher Weise wie bei Selachiern mechanisiert.

C. Vögel.

Zahntragende Vögel sind bis jetzt nur fossil bekannt. Die Gattungen Archaeopteryx, Hesperornis, Ichthyornis und Gastornis, welche vom oberen Jura bis zum Eocän reichen, haben Zähne besessen. Von Hesperornis wissen wir auch, dank den Untersuchungen Marsh's, daß die Verdrängung des Zahnes durch seinen Ersatzzahn in ähnlicher Weise von statten ging wie bei den Krokodilen. Ob aber nur ein einmaliger oder mehrmaliger Wechsel stattgefunden hat, darüber ist noch nichts bekannt. Ebenso hat Marsh für Ichthyornis festgestellt, daß die Ersatzzähne sich nicht von der Innenseite her, sondern von unten in den zu ersetzenden Zahn eindrängen und ihn zum Ausfall bringen. E. Geoffroy St. Hilaire beobachtete bei Embryonen von Palaeornis Reihen von Papillen im Ober- und im Unterkiefer, die er mit Zahnpapillen verglich. Diese Bildungen haben E. Blanchard (1860) und M. Braun (1882) zu weiteren Untersuchungen an Papageien Veranlassung gegeben, bis Fraisse (1880) endgiltig nachwies, daß es sich hier um eigenartige Modifikationen des Hornschnabels handle, daß aber Dentinbildung und somit die Basis für eine Homologisierung dieser Papillen mit Zähnen ausgeschlossen sei. Neuerdings ging Röse und im Anschluß an ihn A. Carlsson (1896) von der allgemeinen Anschauung aus, daß, wenn es bei Vögeln überhaupt noch zur Anlage des Zahnsystems komme, dieses sich auf eine rudimentäre Schmelzleiste beschränken, aber keine Papillen zur Ausbildung bringen werde. Beide Autoren fanden denn auch Verhältnisse, die diesen theoretischen Anforderungen zu ent-

sprechen scheinen. Röse (1892, No. VI) untersuchte eine Serie von Embryonen einer Seeschwalbe (Sterna Wilsoni). Bei einer Kopflänge von 8,5 mm fand er auf Schnitten hinter dem Rande des Unterkiefers eine spindelförmige Anschwellung des Kieferepithels. Dasselbe zeigte auch auf etwas späterem Stadium der Oberkiefer. Später wuchert dieser Zellstrang gegen das Mesoderm vor, ohne indes zu verhornen. Aehnliches hat Röse auch bei Struthio camelus beobachtet, wo sogar eine Rinne vorhanden ist, die er als Lippenfurche deutet. Carlsson hat Embryonen von Sterna hirundo untersucht, deren Körperlänge 18–50 mm betrug. Die Leiste hat sich nie sich über das Niveau des übrigen Epithels erheben sehen und giebt von ihr fernerhin an, „sie verschwinde vollkommen dem vordersten Teile der äußeren Nasenöffnung gegenüber“. Während des Wachstums von 20—37 mm Körperlänge bleibt sich die Leiste völlig gleich, bei 44 mm tritt eine Veränderung ein: „die Leiste bildet sich früher in der Kieferspitze und ist überall tiefer, als bei den jüngeren Embryonen; sie steht hier auf der Höhe ihrer Entwickelung.“ Die nebenstehende Figur giebt diesen Zustand wieder, worin sie und Röse das kritische Stadium erblicken. Verhornung tritt erst später ein, gleichzeitig eine Rückbildung dieser Ektodermleiste.



Fig. 238. Frontalschnitt durch den Oberkiefer eines Embryos von Sterna hirundo, 44 mm, um die Schmelzleiste (*sl*) auf der Höhe ihrer Entwickelung zu zeigen. *ek* Ektoderm. *gd* Leiste, woraus die Gaumendrüsen hervorgehen. *ms* Mesoderm. Vergr. 120. Nach A. Carlsson.

Können wir auch der Hypothese beistimmen, daß wohl schwerlich bei lebenden Vögeln vollkommenere Zahnleistenanlagen zu erwarten sind, so scheinen uns die Gründe, welche Röse und Carlsson dafür ins Feld führen, daß hier eine rudimentäre Zahnleiste vorliege, nicht ausreichend. Namentlich müßte dieselbe Anlage als ein allgemeiner Besitz der Vogelembryonen erwiesen sein und nicht gerade solcher, wie die von Sterna. Bei diesen findet ja eine erhebliche Streckung des Schnabels statt, und mit diesem völlig sekundären Charakter ist vielleicht die nachgewiesene Verdickung des Ektoderms in Zusammenhang. Ausgedehntere Untersuchungen an Embryonen von Vögeln, deren Schnabel eine primitivere Form bewahrt hat, können erst die Hypothese aus dem Bereiche der Möglichkeit in das der Wirklichkeit überführen.

V. Die Entwickelung des Gebisses bei den Säugetieren.

A. Allgemeines.

1. Die Theorien der stammesgeschichtlichen Entwickelung des Säugetiergebisses.

Innerhalb der Säugetiere kommt der 6., der 7. und der 8. der in unserer Einleitung aufgestellten Gebißtypen vor, also Diphyodontie, Monophyodontie und Anodontie (vgl. p. 359). Diphyodontie tritt, auch wenn durch die prälactealen und postpermanenten Dentitionen der Anschluß an die Polyphyodontie gegeben ist, in so scharf ausgeprägter Form auf, wie sie bisher bei lebenden und fossilen Reptilien noch nicht bekannt ist. Nach Leche (1895) besteht auch eine besondere Schwierigkeit in der Beurteilung der diphyodonten Gebisse darin, daß die gleichzeitig funktionierende Bezahnung oft aus Elementen der Milch- und der Ersatzdentition zusammengesetzt ist. Als Kriterium ist zwar mit aller Vorsicht die Zeit der Entstehung eines Zahnes zu verwenden. Auf Grund dieses Merkmals kann oft entschieden werden, ob ein Zahn zur einen oder anderen Generation gehört. Doch betrachtet M. Woodward (1896) sogar dies nicht als entscheidend. Von den für die Säugetiere charakteristischen Zuständen des Gebisses sind es, abgesehen von der Diphyodontie, zahlreiche Fragen: das nur einmalige Erscheinen der Molaren, deren Mehrspitzigkeit, das Auftreten der prälactealen und postpermanenten Dentition, das Verhältnis von Wurzel und Krone u. a. m., welche nicht durch einwandfreie Beobachtung gelöst werden konnten, sondern zu ausgedehnten spekulativen Versuchen Veranlassung gaben. Dabei sind die größten Gegensätze in der Auffassung dieser Eigentümlichkeiten des Säugetiergebisses zu Tage getreten und in widersprechende Hypothesen gefaßt worden, die sich zur Zeit noch ebenso unversöhnt gegenüberstehen, wie vor einem Decennium.

Von den einen Autoren (Kowalewski, Schmidt, Wortmann, Schlosser, Kükenthal, Röse, Schwalbe, Woodward) wird die Diphyodontie der Säugetiere so aufgefaßt, daß das Auftreten von nur zwei Zahngenerationen der Ueberrest eines einst reichlicheren Prozesses der Zahnproduktion sei. Demgemäß wären die prälacteale und die postpermanente Dentition als rudimentär zu betrachten. Leche dagegen ist der Ansicht, daß sich die Trennung der Zähne in Dentitionen erst nachträglich herausgebildet habe und, wenn sie auch bei den Reptilien bereits angebahnt, doch erst bei den Säugern zu voller Durchführung gelangt sei. Im Zusammenhang mit dieser Anschauung hält er die Neubildung von Dentitionen für möglich und vertritt die Ansicht, daß wenigstens die Präponderanz des Ersatzgebisses über das Milchgebiß eine innerhalb der Säugetiere erworbene Eigenschaft sei. Aehnlicher Ansicht ist Röse (1896).

Die zweite Frage, ob die Molaren zur ersten oder zur zweiten Dentition zu zählen seien, wird von den Autoren je nach ihrer Auffassung vom Bau der Molaren verschieden beantwortet. Giebel, Gaudry, Ameghino, Magitot, Kükenthal und seine Schule, Röse, Schwalbe u. a. sind der Ansicht, der Molar der Säugetiere sei ein Verschmelzungsprodukt von kegelförmigen Reptilienzähnchen, von denen zwei oder mehrere Reihen unter sich verwachsen seien. Diese Aufassung läßt es plausibel erscheinen, daß die Molaren durch Verschmelzung (Konkrescenz) von mindestens zwei Generationen entstanden seien.

Dem gegenüber vertreten Cope, Osborn und die übrigen amerikanischen Paläontologen, ferner Schlosser, Fleischmann, Jaekel, A. Hoffmann, Woodward, Leche die Meinung, daß die Molaren auf dem Wege der Differenzierung entstanden seien und zwar haben, abgesehen von Cope's physiologisch-mechanisch durchgearbeiteten Anschauungen, Forsyth Major und M. Tims den Prozeß der Differenzierung der Molaren, wie er von dem Verhalten der Kaufläche bei Carnivoren und Insektivoren seinen Ausgang genommen hat, im Einzelnen dargestellt, wogegen Osborn (1897) ihn von den frühen Stadien und von der Basis des Zahnes an vor sich gehen läßt. Sind die Molaren aber nur einer Zahngeneration homolog, so fragt es sich, welcher von beiden. Daß sie zur ersten gehören, nehmen an: Osborn (1892), Beauregard (1888), Röse (1896), Leche (1895), A. Hoffmann (1894), daß sie zur zweiten gehören: Lataste (1888), Magitot (1888). Neben diesen Streitfragen ist die nach der Homologisierung der Einzelzähne neuerdings mehr in den Hintergrund getreten. Immerhin wird die von vergleichend-anatomischer Seite angenommene Einschaltung, sowie der Ausfall, namentlich im Gebiet der vorderen Prämolaren, von der Ontogenie vielfach beleuchtet. Die weitgehenden Hoffnungen, die für die Erschließung phylogenetischer Probleme auf die Ontogenie des Gebisses gesetzt worden sind, haben sich aber nicht erfüllt. Namentlich kommt diesen Urkunden höchstens der Wert von Verifikationen der Hypothese zu. Auch Leche (1895) und Röse (1896*) sind zu dieser Ansicht gelangt; letzterer sogar nach reichlicher Ueberschätzung der Ontogenie für die Phylogenie; Leche dagegen in Verbindung mit der Einsicht, daß die Hartgebilde innerhalb relativ enger systematischer Grenzen so beträchtlichen Schwankungen unterliegen. Der Homologisierung der Hartgebilde und ihrer Generationen stehen daher die größten Schwierigkeiten gegenüber. Auch sind es nach Röse (1896) gerade die ältesten und jüngsten Ereignisse der Stammesgeschichte, welche bei der ontogenetischen Entwickelung des Zahnsystems auftreten. Während daher früher der Möglichkeit der Homologisierung von Zahnreihen, Zähnen und deren Elementen der größte Spielraum vergönnt wurde, hat sich in neuerer Zeit die Anschauung durchgerungen, daß auch das Gebißsystem in weit höherem Grade Anpassungserscheinungen aufweise und der Neubildung fähig sei, als früher angenommen wurde. Es steht diese Neuerung wohl auch damit in Verbindung, dass früher die Hartgebilde selbst und zwar vorwiegend im erwachsenen Zustande untersucht wurden, heute aber die sie absondernden Weichteile mit in Betracht gezogen werden.

So wie die Fragestellungen und die Urkunden liegen, kann daher im Nachfolgenden keine ausführliche Diskussion aller in Betracht kommenden Instanzen erwartet werden. Wir werden uns indessen bemühen, die wichtigsten Thatsachen aus der Ontogenie, die zu Gunsten der einen oder anderen Theorie ins Feld geführt worden sind, wiederzugeben.

2. Die Zähne mit permanentem Wachstum.

Die Zähne mit dauerndem Wachstum sind innerhalb der Säugetiere am besten studiert und wohl auch am meisten verbreitet, zugleich eine der wichtigsten Eigentümlichkeiten des Säugetiergebisses. Wir haben daher die Besprechung der mit diesem Typus verbundenen Wachstums- und Entwickelungsvorgänge bis hierher nicht berück-

sichtigt, obschon rückgreifend zu bemerken ist, daß wahrscheinlich die Vorgänge bei der Entstehung und dem Wachstum der Gebisse von entsprechenden Fischen (Holocephalen, Plectognathen) und Reptilien (Dicynodonten) ähnliche sind.

Im allgemeinen nimmt innerhalb der Säugetiere die Entstehung von Hartgebilden nach Durchbruch des Zahnes ihren Abschluß. Schmelz kann in späteren Zuständen überhaupt nicht mehr entstehen, da im erwachsenen Zustande des Zahnes die Krone weit entfernt von den Ameloblasten zu liegen kommt. Dagegen dauert die Dentinbildung noch länger an; ja nach der Angabe der Autoren sind die Odontoblasten während des ganzen Lebens damit beschäftigt, durch weitere Ablagerung von Dentin den Hohlraum der Pulpa zu verkleinern. Diese mündet gewöhnlich durch eine feine Oeffnung nach dem übrigen Mesoderm hin. Ebenso schließt auch die Bildung von Cement an der Wurzel nicht mit einem bestimmten Zeitpunkt ab. Von diesen Zuständen haben wir auszugehen, wenn wir die immerwährend wachsenden Zähne begreifen wollen. Drei extreme physiologische Bedingungen sind es, die in Verbindung mit dem Dauerwachstum der Zähne stehen: die eine ist die Abnutzung eines Stoßzahnes, die andere die einer möglichst verbreiterten Kaufläche, die dritte die einer möglichst scharfen Schneide. Von diesen aus wird nicht nur die Form des Zahnes. sondern auch ein Wachstum und seine Entstehung bestimmt.

Dauerwachstum ist hiernach allgemein als ein sekundärer Zustand aufzufassen, entgegen den Ansichten von Baume (1882), der übrigens nach Owen (1845) und Hannover (1856) dieser Erscheinung zuerst wieder eingehendere Aufmerksamkeit geschenkt hat.

Immerwachsende Zähne kommen vor bei Edentaten (Orycteropus. Dasypodidae, Bradypodidae und den fossilen Verwandten), Ungulaten (Toxodontia, Endglieder der Hypselodonten, ferner als Stoßzähne bei Hippopotamiden, Suiden und Proboscidiern), bei Nagern (Schneidezähne und vielfach auch Backzähne), bei Lemuren (Schneidezähne von Chiromys), bei Marsupialien (Phascolomys mit permanenten Schneide- und Backzähnen), bei Pinnipediern (Eckzähne der Trichechiden), bei Walen (Stoßzahn des Narwal, Unterkieferzähne von Mesoplodon). Die immerwachsenden Zähne sind durch Uebergänge mit den Zähnen mit früh beschränktem Wachstum verbunden. Einen solchen Uebergangszustand weisen nach Baume die Pferde auf, wo die Zähne wenigstens sehr lange wachsen und erst spät durch einen Wurzelteil abgeschlossen werden. Das Auftreten des Dauerwachstums bedeutet eine tiefgreifende Umwandlung für die ganze Oekonomie des Einzelzahnes. Das geht daraus hervor, daß je nach Verlängerung der Wachstumsdauer die typische Zusammensetzung des Zahnes modifiziert ist. Die Schmelzabsonderung wird auf die äußersten Spitzen und auf die frühesten Zustände des Zahnes beschränkt oder nur auf bestimmte Flächen des Zahnes, aber dann vermittelst Einrichtungen, welche das ganze Leben hindurch bestehen bleiben und funktionieren. Die Schmelzbildung kann aber auch vollständig erlöschen, was nicht hindert, daß das Schmelzorgan doch noch kann angetroffen werden.

Andererseits geht mit dem Uebergang zu permanentem Wachstum vermehrte Absonderung von Cement Hand in Hand, die endlich sich so gewaltig steigern kann, daß die übrigen Zahnsubstanzen von ihm beinahe ganz verdrängt werden. Und ferner sind Modifikationen des

Dentins mit dieser ganzen Umwandlung verbunden, unter denen wir besonders hervorzuheben haben das „Vasodentin“ OWEN's, welches wir, um mit TOMES (1898) die Bezeichnung Vasodentin ausschließlich für vaskularisiertes Dentin zu reservieren, als Porodentin bezeichnen. Denn es ist ein Dentin, das von zahlreichen gröberen, zur Kaufläche senkrecht stehenden Kanälen durchzogen wird, in welchen die Odontoblasten sitzen. WALKHOFF (1901) schildert uns, wie diese Modifikation des Dentins aus dem gewöhnlichen innerhalb der Nager an den Schneidezähnen sich ausbildet, wie denn auch bei Ungulaten die Innenfläche der Pulpahöhle ihre einfache Konfiguration aufgiebt und zu Lappenbildung neigt. Wir können hier den ganzen phylogenetischen Prozeß der Porodentinbildung nicht darstellen und müssen uns begnügen, noch auf das Endstadium desselben hinzuweisen, wie es uns innerhalb der Edentaten und bei den Eckzähnen des Walrosses entgegentritt. Hier ist nur der unterste Teil der Pulpa eine einheitliche Höhle, von ihr aus strahlen der Kaufläche des Zahnes dünne Kanäle zu, ganz ähnlich wie die in gewissen Formen des Trabekulins der Fische. Von diesen Kanälen strahlen wiederum die Dentinröhrchen radiär aus und die zu einem Kanal gehörigen Massen des Dentins bilden vier- bis mehrseitige Prismen.

Aber nicht nur in Bezug auf die verschiedenen Modifikationen der Zahnsubstanzen unterscheiden sich die permanent wachsenden Zähne, sondern die gewöhnlichen äußerlich unterscheidbaren Teile: Krone, Hals und Wurzel, die mit der Befestigungsweise der einen Abschluß des Wachstums erreichenden Zähne eine scharfe Ausprägung erhalten, sie sind hier verschwunden, da eine dauernde Befestigung des Zahnes aufgegeben ist. Man hat daher auch diese Zähne als wurzellos oder als mit persistenter (richtiger: offener) Pulpa versehen bezeichnet. Für die Einzelheiten in der Entwickelung von immerwachsenden Zähnen verweisen wir auf das bei Nagern und Edentaten Gesagte.

* * *

In der Reihenfolge der Säugetierordnungen folgen wir keinem der üblichen zoologischen Systeme. Da die Verteilung des Stoffes im vorliegenden Handbuch eine Sonderung nach den Organsystemen gebot, müßte sonst eine für das Verständnis der Entwickelungsprozesse im Zahnsystem hinderliche Anordnung herauskommen. Die Primaten und Insektivoren haben eine relativ primitive Entwickelung des Gebisses aufzuweisen, die ans Ende unserer Betrachtungen zu stellen eine genetische Auffassung der Gebißentwickelung nicht rechtfertigen würde. Andererseits erscheint das Gebiß der Monotremen in einem Zustande, der keineswegs der primitiven Verfassung ihrer anderen Organe entspricht und der doch nur verständlich wird als Endglied einer langen Kette von Mittelgliedern, welche den bei anderen Ordnungen der Säuger noch erhaltenen Zuständen ähnlich gewesen sein mögen.

Wir schicken daher der Schilderung der Gebißentwickelung in den einzelnen Säugetierordnungen die des menschlichen Gebisses voraus. Abgesehen von den oben erwähnten Gründen entwickelungstheoretischer Natur spricht hierfür, daß die Zahnentwickelung keines anderen Säugetieres genauer bekannt ist und daß die des Menschen in den wesentlichsten Zügen mit einer großen Anzahl primitiver und centraler Säugetiertypen übereinstimmt.

3. Die Entwickelung des menschlichen Gebisses.

a) Erste Entwickelungsstadien.

Die erste Anlage einer Zahnleiste findet sich nach Röse (1891 und 1892 II) bei menschlichen Embryonen von 11 mm Länge, also etwa um den 34. Tag. Auf diesem Stadium besteht sie aus einer im Querschnitt leicht spindelförmigen Verdickung des Ektoderms, welche sich über die Oberfläche ebenso schwach vorwölbt, wie nach dem Mesenchym hin. Ein Stadium, bei dem die Anlage nur etwas stärker zur Ausbildung gelangt ist, treffen wir bei einem Embryo vom 40. Tage an

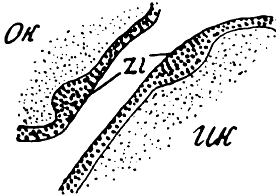


Fig. 239. Mundeingang eines menschlichen Embryo von 15 mm, ca. 40 Tage alt. *Ok* Oberkiefer. *Uk* Unterkiefer. *Zl* Zahnleiste. Vergr. 80fach. Nach Röse.

(Fig. 239). Hier beginnt bereits die Anlage sich deutlicher von der Umgebung abzuheben, da sie schon die doppelte Zahl von Zellschichten im Vergleich zum übrigen Ektoderm besitzt.

Diese im Querschnitt spindelförmige Anschwellung wuchert nun gegen das Mesenchym vor und bildet eine zusammenhängende, bogenförmig verlaufende Leiste im Vorderteil beider Kiefer, die Zahnleiste; gleichzeitig hat sich jedoch labial von und zunächst in innigem Zusammenhang mit ihr eine ihr parallel laufende zweite Leiste gebildet, die Lippenfurchenleiste. Beide Bildungen haben das Ektoderm so sehr in die Tiefe gezogen, daß eine Rinne der Mundhöhle

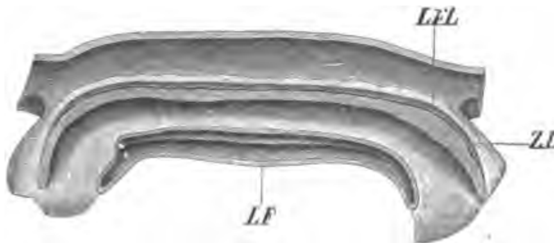


Fig. 240. Ektoderm des Mundeingangs eines menschlichen Embryo von 2,5 cm. 9 Wochen alt, von oben gesehen. *ZL* Zahnleiste. *LL* Lippenfurchenleiste. Modell in 12½fach. Vergr. Nach Röse.

an seiner Oberfläche entstanden ist, die Lippenfurche (Fig. 240). Erst jetzt beginnen an der Zahnleiste sich einzelne gegen das Mesenchym vorragende Höcker geltend zu machen, welche sich stärker gegen das Mesenchym hin vorwölben, es sind Zahnanlagen auf dem knospenförmigen Stadium, welche nur wenig über die Zahnleiste hinaus vorspringen. Deutlicher werden sie erst, wenn sie in das kappenförmige Stadium übergehen (Fig. 241). Bei einem Embryo von 4 cm nämlich hat sich die Lippenfurchenleiste nur erheblich verdickt. An der Zahnleiste aber sind weitere Differenzierungen bemerkbar geworden. Die Verbindungsbrücke zwischen der Zahnleiste und der Lippenfurchenleiste resp. dem übrigen Ektoderm hat sich verschmälert, die ursprünglich kugelig gegen das Mesenchym vorspringende Zahnanlage hat eine leichte Einstülpung von der der Mundschleimhaut abgewandten Seite erfahren; endlich hat sich außerhalb dieser Einstülpung, im Mesen-

chym selbst eine dichte Ansammlurg von Elementen gebildet, die sog. Mesodermpapille. Aber nicht überall bietet die Zahnleiste dasselbe Bild dar, sondern nur im Bereiche der Zahnanlagen selbst. Von dem Zustande der gesamten Zahnleiste in diesem Stadium giebt uns Fig. 242 ein vollständiges Bild. Die Einstülpungen erscheinen an ihr wie die Abdrücke eines Siegels; zwischen ihnen verläuft die Zahnleiste noch in ähnlicher Weise wie auf dem vorhergehenden Stadium,

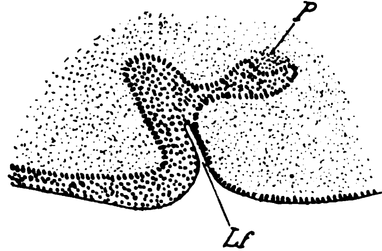


Fig. 241. Querschnitt durch den Oberkiefer eines menschlichen Embryo von 4 cm. *Lf* Lippenfurche. *P* Mesodermpapille. Vergr. 80fach. Nach Röse.

nur erstreckt sich der Bogen weiter nach hinten. Angelegt ist schon das ganze Milchgebiß, je zwei Incisiven, ein Canin und zwei Molaren.

Die nachfolgenden Veränderungen machen sich besonders in folgenden Punkten geltend: 1. Die kappenförmigen Zahnanlagen nehmen erheblich an Umfang zu und gehen hierbei in das glocken-

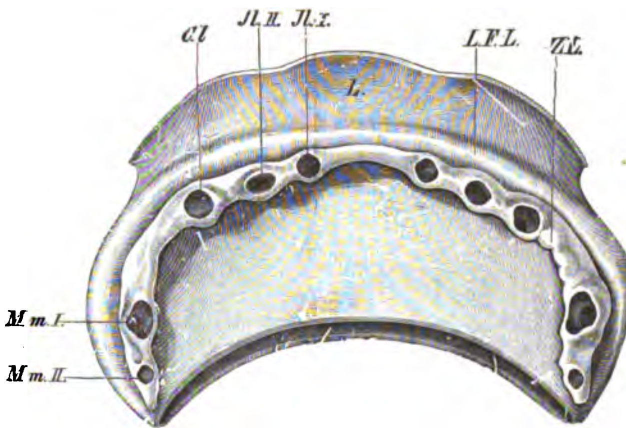


Fig. 242. Oberkiefer eines menschlichen Embryo von 4 cm. Modell der ektodermalen Teile, das Mesoderm ist weggelassen. *ZL* Zahnleiste. *LFL* Lippenfurchenleiste. *L* Lippe. *Jl I u. II* Milchincisiven. *Cl* Milchcanin. *Mm 1 u. II* Milchmolaren. Vergr. $12^1/_2$fach. Nach Röse.

förmige Stadium über, das Schmelzorgan bildend. 2. Dadurch lösen sie sich von der Zahnleiste labialwärts ab und bleiben mit ihr nur noch durch eine bescheidene Berührungsfläche in Verbindung. 3. Die Zahnleiste wuchert lingual weiter und bildet ein kontinuierliches Band, welches sich auch hinter den Anlagen der 2. Milchmolaren nach hinten fortsetzt; die Verbindung der Leistenhälften in der Medianebene lockert sich und geht später ganz verloren. Besondere Beachtung verdient das caudale Ende der Zahnleiste. An ihm hat sich, genau wie bei der Entstehung der Milchzahnanlagen eine Einstülpung gebildet. Es ist

die Anlage des ersten bleibenden Molaren. Ebenso entstehen auch später durch weitere Wucherung der Zahnleiste die Anlagen der übrigen Molaren.

Von nun an beginnt die Zahnleiste, die noch eben eine fortlaufende, mit dem Ektoderm verbundene Lamelle war, sich unregelmäßig umzubilden. Sie löst sich in ein gitterartiges Netzwerk von

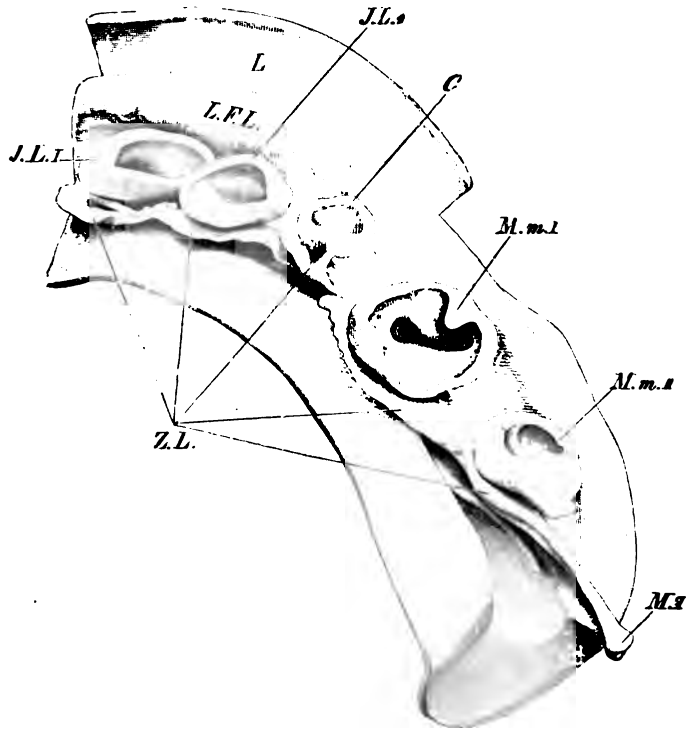


Fig. 243. Linke Unterkieferhälfte eines menschlichen Embryo von 18 cm. Modell der ektodermalen Teile. M_1 Anlage des ersten bleibenden Molaren. Uebrige Bezeichnungen wie die in voriger Figur. Vergr. $12^1/_2$-fach. Nach Röse.

Epithelsträngen auf, die nur noch da und dort mit dem Ektoderm einerseits und dem Schmelzorgan andererseits in Zusammenhang bleiben. Nur ihr labialer Rand, die Ersatzleiste, bleibt als ein zusammenhängender Wulst bestehen und zeigt hinter den Milchzahnanlagen Anschwellungen, an denen sich bald leichte Einstülpungen geltend machen. Es sind dies die Ersatzzahnanlagen, die sich in der Folge genau so weiterbilden, wie es die Milchzahnanlagen gethan haben. Sind einmal die Ersatzzahnanlagen angelegt, so löst sich auch noch die Ersatzleiste auf und zwischen den Ersatzzahnanlagen besteht später kein Zusammenhang mehr. Zwischen den Milchzahnanlagen und der Ersatzleiste ist mit der gitterartigen Auflösung der Zahnleiste überhaupt der Zusammenhang verloren gegangen, bevor es zur Bildung von Ersatzzahnanlagen kommt und während diese bis auf Guillot (1858) für Abkömmlinge der Milchzahnanlagen gehalten worden, hat sich diese Ansicht als irrig erwiesen.

Das eben geschilderte Stadium der Zahnleiste veranschaulicht Fig. 244. Auf ihr steht das Schmelzorgan in voller Entfaltung. Die Verkalkung der Milchzähne hat bereits begonnen. Die Zahnleiste ist in Auflösung begriffen. Die Ersatzzahnanlagen befinden sich noch auf dem kappenförmigen Stadium.

Außer den eben geschilderten Zahnanlagen lassen sich aber auch, wie übrigens bei manchen anderen Säugetieren noch Anlagen einer prälactealen und einer postpermanenten Dentition nachweisen. (Röse 1895.)

Wir haben die Anlagen der Milchzähne auf dem glockenförmigen Stadium verlassen. Auf diesem zeigen sie alle Differenzierungen, die in der Einleitung p. 351 hervorgehoben wurden: das äußere Schmelzepithel, die Schmelzpulpa, das Stratum intermedium, die Ameloblastenschicht. Was nun das Mesoderm betrifft, so ist die Papille desselben allmählich umwachsen worden, je mehr das Schmelzorgan zur

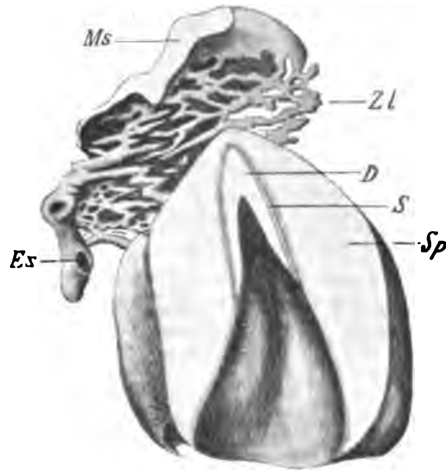


Fig. 244. Menschlicher Fötus von 30 cm. Modell zweier Incisiven und ihrer Ersatzzahnanlagen. *D* Dentin. *S* Schmelz. *Sp* Schmelzpulpa. *Zl* Zahnleiste. *Es* Ersatzzahnanlage. *Ms* Mundschleimhaut. Vergr. 20-fach. Nach Röse.

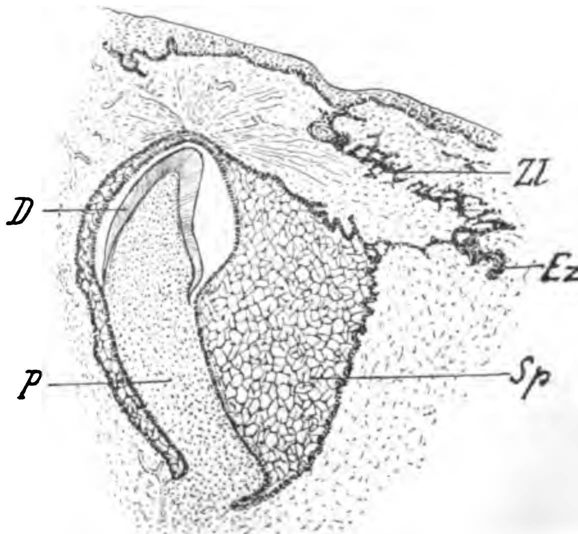


Fig. 245. Frontalschnitt durch den 2. Incisiven eines menschlichen Fötus von 30 cm Länge. *Zl* Zahnleiste. *Ez* Ersatzzahnanlage. *Sp* Schmelzpulpa. *D* Dentin. *P* Zahnpulpa. Vergl. Fig. 244. Der Schmelz ist weggelassen und als dünner Ueberzug des Dentins zu denken. Vergr. 20-fach. Nach Röse.

Glockenform auswuchs. Aus dieser Papille, welche auch ihrerseits reichlich ihre Zellen vermehrt, wird die Zahnpulpa, deren oberflächlich gelegene Schicht sich zur Odontoblastenschicht (Membrana eboris) umwandelt, indem die ursprünglich unregelmäßigen Bindegewebszellen sich einseitig ausbilden und in der Richtung gegen die Ameloblastenschicht einen besonders langen Ausläufer ausbilden, den Tomes'schen Fortsatz. Auf diesem Stadium wuchern in die Pulpa Gefäße und Nerven hinein. Aber auch das Mesoderm, welches das Schmelzorgan umgiebt, verhält sich nicht ganz passiv. In ihm werden nach Legros und Magitot (1879) Kapillarnetze ausgebildet, die später wieder verschwinden. Doch dringen nie Gefäße ins Innere der Schmelzpulpa, solange die äußere Epithelscheide erhalten ist.

Nach Canalis (1886) hängen die Kernteilungsfiguren innerhalb des Schmelzorganes und der Mesodermpapille nicht mit der Absonderung der Zahnsubstanzen zusammen; er beobachtete vielmehr, daß während des Prozesses der Schmelzabsonderung keine Kernteilung in der Ameloblastenschicht beobachtet wird, sondern, daß Kernteilungen alsdann nur am unteren Rande der Schmelzglocke zu sehen sind, also an der unteren Grenze der Hartsubstanz. Ebenso an der Mesodermpapille sind Kernteilungsfiguren nur unterhalb der Odontoblastenschicht gegenüber dem Rande der Schmelzglocke wahrzunehmen.

b) Die Histogenese der Zahnsubstanzen.

So lebhaft auch die Bemühungen waren, über die Frage nach der Absondernng der Hartsubstanzen Aufklärung zu schaffen, so wenig kann behauptet werden, daß eine befriedigende Lösung dieser Aufgabe zur Zeit erzielt sei. Haben Kölliker (A. L. II. 1861, 1864) Kollmann (1869) und Waldeyer (1871) der Schmelzbildung ganz besondere Aufmerksamkeit geschenkt, so ist man nach ihnen wenig weiter gekommen; zur Verwirrung der ohnedies nicht klaren Situation haben Morgenstern (1891) und Bödecker (1892) in den gebräuchlichsten deutschen Handbüchern dadurch beigetragen, daß sie Kunstprodukte und Schiefschnitte mißdeuteten. Im Ganzen dürften die Anschauungen als die richtigsten betrachtet werden, welche v. Kölliker (1884), v. Ebner (1891 und 1899), Röse (1897 und Tomes (1898) vertreten und die unter sich nur in untergeordneten Punkten abweichen.

Danach ist der Schmelz ein Secretionsprodukt der Ameloblastenschicht. Es sind dieselben Zellen, welche die Bildung des Schmelzes von Anfang bis zu Ende besorgen; jeder verdankt je ein Prisma seinen Ursprung. Das Protoplasma wandelt sich an der Basis in eine homogene Masse um; gleichzeitig sondern sich von ihm die Tomes'schen Fasern in derselben Richtung aus, welche pinselartig gegen die Oberfläche des Dentins ausstrahlen. Ob nun diese Fasern zuerst verkalken, wie die einen annehmen, oder ob zwischen ihnen sich erst ein honigwabenartiges Netz von Verkalkungen bildet, von dem aus die Verkalkung centripetal vor sich geht, wie die andern annehmen, muß wohl einstweilen dahingestellt bleiben. Abgesehen von den Versuchen Graf Spee's (1887), welcher nachwies, daß Osmiumsäure nicht nur den embryonalen Schmelz, sondern auch kleine Partikel innerhalb der Ameloblasten schwarz färbt, sind mikrochemische Reaktionen, welche allein über die Absonderung des Schmelzes genauere Auskunft versprechen, noch ausstehend. Auch Walkhoff

(1901) spricht sich nach allseitiger Discussion der Beobachtungen und Deutungen früherer Autoren dahin aus, die Verkalkung des Schmelzprismas sei eine Ausscheidung von Kalksalzen an der inneren Seite der Ameloblasten und gehe im Protoplasma des Zellleibes selbst vor sich. Die Membran, welche NASMYTH (1842) entdeckte, bildet einen dünnen continuierlichen, gegen Säuren äußerst resistenten Ueberzug des Schmelzes. Schon WALDEYER (1871) vermutete, daß sie ein modifiziertes Epithel sei, das aus dem Schmelzorgan hervorgehe. Neuerdings hat PAUL (1895) ihre Entstehung aus dem Stratum intermedium und ihre Epithelnatur behauptet, während v. KÖLLIKER (1884) und v. EBNER (1899) sie für eine von den Ameloblasten nach vollendeter Schmelzbildung abgesonderte Cuticularbildung ansehen.

Nicht geringere Schwierigkeiten als die Entstehung des Schmelzes aus den Ameloblasten bereitet die des Zahnbeines aus den Odontoblasten. Die Zellschicht, welche aus diesen gebildet wird, ist eine einfache; die Elemente selbst stehen dicht gedrängt neben einander und lassen je nach der Dicke der Schicht von bereits ausgesondertem Dentin mehr oder weniger lange, nach außen gerichtete Fortsätze erkennen, die sich entweder gleich nach ihrem Ursprung, oder erst innerhalb des Dentins schwach verzweigen. Der Kern liegt an der Basis der Odontoblasten. Von den vielen Ansichten über den Modus der Dentinbildung scheint uns diejenige, welche v. EBNER 1891, 1899) und RÖSE (1891, 1892) vertreten, die plausibelste. Nach diesen Autoren wird ein Teil des Protoplasmas, das sich an der Oberfläche der Odontoblasten befindet, in eine gelatinöse Substanz verwandelt. In dieser werden Fibrillen gesehen, die wahrscheinlich aus dem TOMES'schen Fortsatz der Odontoblasten hervorgehen. Erst dann tritt Verkalkung der fibrillenhaltigen Grundsubstanz ein, welche sich dadurch allmählig in Dentin umwandelt.

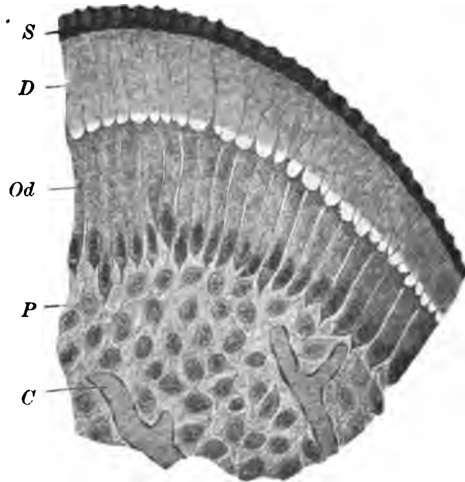


Fig. 246. Spitze eines Schneidezahnes einer jungen Katze. *S* Noch unfertiger Schmelz. *D* Dentin. *Od* Odontoblasten. *P* Pulpa. *C* Blutcapillaren im Innern der Pulpa. 310fach vergr. Nach RÖSE.

c) Die späteren Entwickelungsstadien und der Zahnersatz.

Wir haben das Schmelzorgan auf der Höhe seiner Ausbildung verlassen, wo es seine volle gewebliche Differenzierung erreicht hatte und den Schmelz zunächst in Gestalt eines kegelförmigen Hutes über dem Dentin ausschied. Dieser Ausscheidungsprozeß setzt sich allmälig basalwärts fort, bis der Schmelzüberzug seine ganze Größe erreicht hat. Mit der netzartigen Auflösung der Zahnleiste wurde der Ver-

fallsprozeß der ektodermalen Zahngewebe bereits eingeleitet. Er gedeiht zunächst dadurch weiter, daß sich die Zahnleiste in einzelne Zellen und kleine Zellengruppen auflöst, die sich stellenweise zu Epithelperlen umgestalten. So bleibt schließlich von der Zahnleiste nichts übrig, als die Ersatzzahnanlagen, welche lingual von den mächtig entfalteten Milchzahnanlagen liegen bleiben, um später genau denselben Umwandlungen zu unterliegen, wie sie die Milchzahnanlagen zu durchlaufen haben. Noch ehe die Schmelzabsonderung ganz vollendet ist, wird aber auch das Schmelzorgan aufgelöst. Die äußere Epithelscheide zerfällt in ähnlicher Weise, wie die Zahnleiste in einzelne Zellgruppen. Zwischen diesen treten Capillaren bis dicht an die Schmelzpulpa heran, durchsetzen sie allmählig und dringen bis an die Ameloblastenschicht vor, die unterdessen ihre Aufgabe erfüllt hat. Auch die Ameloblasten fallen auseinander und werden allmählich aufgelöst. So bleibt schließlich die verkalkte Zahnspitze nur noch vom Bindegewebe getrennt durch Sternzellen, welche sich nur noch wenig von Bindegewebszellen unterscheiden (Fig. 247).

Die weiteren Veränderungen des Zahnes bestehen darin, daß seine Dentinmasse zunimmt und daß sie an der Wurzel endlich einen Ueberzug von Cement erhält. Die Ausscheidung des Cementes kann auf zweierlei Weise erfolgen, entweder wird die Substanz wie Bindegewebsknochen aus den Bindegewebszellen direkt ausgeschieden, oder auf dem Umwege durch ein knorpeliges Zwischenstadium (Magitot, 1883).

In späteren Stadien bildet sich auch aus dem umgebenden Bindegewebe die knöcherne Alveole, die den Milch- und seinen Ersatzzahn gemeinsam einschließt. Wie unsere Figur zeigt, kann hierbei die Alveole zum Schutze der Zahnspitze sich über diese hinweg erstrecken. In der Folgezeit verändert sich aber diese Alveole unter beständiger Umlagerung der Knochensubstanz noch vielfach, ehe sie die definitive Gestalt annimmt.

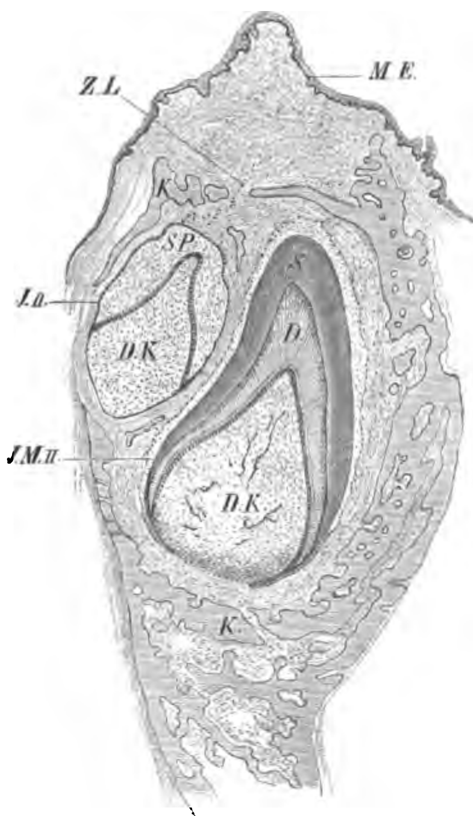


Fig. 247. Kind vom dritten Monat nach der Geburt. *JMII* Zweiter Milchschneidezahn. *JII* Ersatzzahn desselben. *DK* Embryonale Pulpa. *D* Dentin. *S* Schmelz. *SP* Schmelzpulpa. *ZL* Ueberreste der Zahnleiste. *ME* Mundschleimhaut. *K* Knöcherne Alveole. 9fach vergr. Nach Röse.

Eine weitere Entwickelungsphase des menschlichen Gebisses wird bezeichnet durch den Durchbruch der Zähne, das Zahnen. Hierbei

gelangen die Zahnanlagen mit ihrer Spitze an die Oberfläche der Mundschleimhaut und zwar nicht etwa an derjenigen Stelle, wo sich die Zahnleiste vom Mutterboden abgelöst hat, sondern an einem in der Längsachse des Zahnes liegenden Punkte. Die Zeit des Durchbruches ist für die verschiedenen Zähne eine verschiedene, auch variiert sie nach Rasse, Klima und Ernährungszustand. Der Durchbruch der ersten Milchzähne erfolgt zwischen dem 6. und 8. Monat (Scheff 1891), kann sich aber bis zum 20. Monat hinausziehen. Das fortschreitende Wachstum der Wurzeln treibt die Spitze des Zahnes gegen die Mundschleimhaut, nachdem zuerst die Schmelzpulpa in Verfall geraten und das Bindegewebe bei Seite gedrängt ist. Jetzt wird die Mundschleimhaut durchgerissen. Bei Zähnen, die so angelegt werden, daß ihre Spitze nicht von vornherein gegen die Mundschleimhaut gerichtet ist, geht dem Durchbruch des Zahnes eine entsprechende Drehung voraus. Während des ganzen Prozesses wird auch der Alveolenrand vielfach umgebaut, insbesondere ist das Heraustreten des Zahnes aus der Alveole zunächst von Resorption des Alveolenrandes begleitet. Die Reihenfolge, in welcher die Milchzähne auftreten, ist folgende:

I. Mittlere Schneidezähne 6.—8. Monat.
II. Seitliche Schneidezähne 8.–12. Monat.
III. Vordere Backzähne 12.—16. Monat.
IV. Eckzähne des Oberkiefers } 17.—20. Monat.
V. Eckzähne des Unterkiefers } 17.—20. Monat.
VI. Hintere Backzähne 20.—24. Monat.

In der Regel ist der Durchbruch des Milchgebisses mit Beginn des 3. Lebensjahres vollendet.

Ueber die Ursachen des Zahndurchbruches sind besonders von praktischer Seite mehrere Theorien aufgestellt worden. Die Autoren haben hierbei die Ursachen regelmäßig mit den Begleiterscheinungen des Prozesses verwechselt; ein Eintreten auf diese Theorien ist daher völlig gegenstandslos.

Der Zahnwechsel ist mit eigentümlichen Erscheinungen der Resorption verbunden. Baume (1882) schildert sie etwa so: Der Milchzahn, welcher ausfallen soll, verliert seinen Glanz; seine Pulpa stirbt ab. Dann beginnt der Prozeß der Resorption und zwar gewöhnlich an derjenigen Stelle der Milchzahnwurzel, wo sie dem Ersatzzahn zunächst liegt. Am Cement treten flache Grübchen, die Howship-schen Lacunen auf, von denen aus allmählig größere Partieen des Cements und Dentins ergriffen werden, bis endlich die ganze Wurzel verschwunden ist. Die Resorption wird von großen vielkernigen Bindegewebszellen, Osteoklasten, besorgt, wie solche auch den Knochen resorbieren. Es bilden sich, nach Maßgabe der Resorption der Wurzel Bindegewebspapillen aus, ähnlich denen, welche im Granulationsgewebe einer Wunde angetroffen werden. Auch von der Pulpa aus wird die Zerstörung der Zahnsubstanz in Angriff genommen. Während des gesamten Ablaufs der Resorption nimmt der Ersatzzahn an Größe zu und rückt an die Stelle des zu ersetzenden Zahnes. Auch die Alveole des ersten Zahnes wird resorbiert und durch eine neu aufgebaute ersetzt. Der gesamte Resorptionsprozeß verläuft in derselben Reihenfolge, in welcher der Zahndurchbruch vor sich gegangen ist.

Die Zähne der zweiten Dentition sind durchweg größer, schärfer

ausgeprägt und von mehr gelber Farbe als die ersten. Der Zahnwechsel beginnt am Ende des 6. oder am Anfang des 7. Lebensjahres und zwar gewöhnlich damit, daß die ersten echten Molaren zum Vorschein kommen. Ihnen folgen vom 7. bis 9. Jahre die Schneidezähne, dann bis zum 11. die ersten und bis zum 12. oder 13. Jahre die zweiten Praemolaren, gleichzeitig mit diesen die Eckzähne. Im 12. Jahre beginnen auch die zweiten Molaren durchzubrechen. Für die dritten ist die Durchbruchszeit in der Regel das 17.—24. Altersjahr. Alle diese Zeiten werden nicht streng eingehalten, sondern unterliegen vielmehr erheblichen Schwankungen.

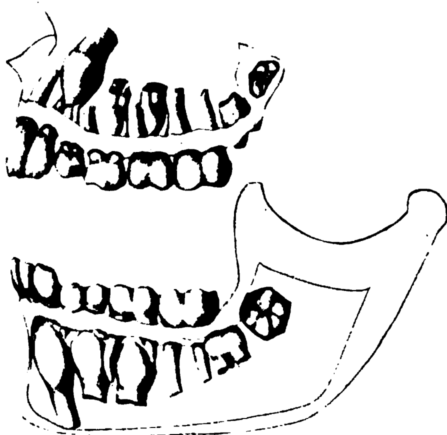


Fig. 248. Gebiß eines ca. 11-jährigen Menschen im Zahnwechsel. Die J sind bereits gewechselt, noch nicht dagegen die C u. P. M_1 ist durchgebrochen, im Oberkiefer auch M_2. $^2/_3$ nat. Gr.

d) Mehrfache Dentitionen.

Von den zahlreichen Dentitionsanomalien, für deren genauere Beschreibung wir auf die Lehrbücher von BAUME (1882), SCHEFF (1891) u. a., sowie auf die Arbeit von KOLLMANN (1869) verweisen, verdient die sog. „dritte Dentition“ im Anschluß an die Entwickelungsgeschichte besondere Erwähnung. Da nach unserer Zählung die Ersatzgeneration der Säugetiere bereits die dritte ist, welche für die vergleichende Entwickelungsgeschichte in Betracht kommt, zählen wir anders und fassen hier die Ausbildung der der Anlage nach meist vorhandenen postpermanenten, sowie fernerer, auf diese folgender, Zahngenerationen zusammen.

Seit den ältesten Zeiten sind Beobachtungen über Ausbildung postpermanenter Dentitionen gemacht worden (vergl. hierüber TARUFFI 1878 und M. EICHLER in SCHEFF's Handbuch 1891). Nachdem sie bereits früher als solche betrachtet wurden, waren es BUSCH und SCHEFF, welche Anomalien an Hand von sorgfältig beobachteten Fällen, als verspätete Ausbildung der Ersatzdentition deuteten und auch den in der Litteratur citierten Fällen eine ähnliche Deutung zu geben suchten. Immerhin sind neuerdings wieder Beobachtungen gemacht worden, welche die Frage nicht als vollständig im Sinne von BUSCH und SCHEFF erledigt erscheinen lassen, so in den Fällen, welche LINDERER, HARRIS, MONTIGEL und D'AJUTOLO (1892) beschrieben haben. Da aber ein anatomisch und entwickelungsgeschichtlich durchgearbeiteter Fall bisher noch nicht vorliegt, sind diese Erscheinungen einstweilen weiterer und eingehender Beobachtung anheim zu geben und es bleibt bloß die Möglichkeit offen, daß entweder eine atavistisch aufzufassende Zahngeneration auftritt, oder daß Epithelreste ganz regellos zur Ausbildung von Zähnen Anlaß geben können.

Tabellarische Uebersicht des Auftretens der menschlichen Zähne nach RÖSE.

Menschlicher Embryo		Milchzähne
Größe	Alter	
12—15 mm	34—40 Tage	Fig. 239. Gleichzeitig in beiden Kiefern findet sich die erste Anlage einer einfachen epithelialen, bogenförmigen Leiste, welche aus einer Wucherung noch nicht differenzierter Zellen im Kiefermesoderm besteht. Keine Spur von Knochen. Erste Spur der Cartilago Meckelii.
17 mm	48 Tage	Die einfache Leiste hat sich in zwei sekundäre gespalten. Die flachere Lippenfurchenleiste geht senkrecht nach unten resp. oben, die eigentliche Zahnleiste wagerecht nach hinten. Die tiefste Lage des Epithels besteht aus hohen Cylinderzellen. Cartilago Meckelii völlig entwickelt. Erste Spur von Knochenbälkchen in beiden Kiefern. Seichte Lippenfurche.
2,5 cm	9 Wochen	Die Zahnleiste zeigt am freien Rande Erhöhungen abwechselnd mit dazwischenliegenden Vertiefungen. Der Scheitel der Leiste verläuft also in Gestalt einer mehr oder weniger regelmäßigen Wellenlinie.
3,2 cm	10 Wochen	Die Erhöhungen der Leiste sind kolbig verdickt; in diese Erhöhungen stülpen sich seitlich die Papillen ein. 8 Papillen vorhanden.
4 cm	$11\frac{1}{2}$ Wochen	Fig. 242. In jedem Kiefer haben sich alle 10 Papillen eingestülpt. Lippenfurche sehr vertieft durch Resorption der oberflächlichen Epithellagen der Lippenfurchenleiste.
$11\frac{1}{2}$ cm	14 Wochen	Die Zahnleiste verläuft in leichtem Bogen nach hinten und unten resp. oben, in den Kiefer hinein. Ihr freier Rand bildet nach wie vor eine Wellenlinie. Die Milchzähne sitzen wie Schwalbennester nach vorn zu an den Erhöhungen der Leiste und haben sich schon mehr oder weniger abgeschnürt. Erste Entwickelung der Sternzellen der Schmelzpulpa. Hinter Milchmolar II geht die Leiste als dünne Platte ohne Verbindung mit dem Kieferepithel noch eine Strecke weit in das Kiefermesoderm hinein.

Menschlicher Embryo		Milchzähne					Bleibende Zähne							
Größe	Alter	Incisivus medialis	Incisivus lateralis	Caninus	I. Molar	II. Molar	Incisivus medialis	Incisivus lateralis	Caninus	I. Prämolar	II. Prämolar	I. Molar	II. Molar	III. Molar
18 cm	17 Wochen	Fig. 243. Die Vorderzähne sind schon fast ringsum von der Leiste abgeschnürt und hängen nur noch mit derselben durch epitheliale Verbindungsbrücken zusammen. Die Verbindungsbrücken der Molaren sind noch sehr breit. Die Zahnleiste zeigt unregelmäßige Wucherungen und Verdickungen; in ihren vorderen Partien spärliche Durchlöcherungen. Der freie Rand der Leiste bildet nach wie vor eine Wellenlinie. Die Erhöhungen derselben liegen hinter den Milchzähnen. Die Zahnfurche verläuft vorn auf der Höhe des Kieferwalls, im Bereiche der Molaren noch auf der Vorderseite.										Die Papille stülpt sich seitlich in das verdickte hintere Ende d. Zahnleiste ein.		
24 cm	20 Wochen	Die Zahnfurche verläuft schon größtenteils auf der hinteren Fläche der Kiefer. Incis. med. Erste Spur von Zahnscherbchen	Incis. lat.									Anlage d. Zahnsäckchens		

30 cm	24 Wochen	Fig. 244. Zahnleiste und Verbindungsbrücken im Bereiche der Vorderzähne vielfach siebartig durchlöchert und unregelmäßig gewuchert. Im Bereiche der Molaren ist dieser Reduktionsprozeß noch wenig ausgebildet. Die undurchlöcherten und verdickten Erhöhungen der Leiste liegen etwas seitlich in den Zwischenräumen der Milchzähne.	Caninus: Zahnscherbchen vorhanden	I. Molar, II. Molar: Zahnscherbchen nur auf den vorderen Höckern	Incisiv. med., Incisiv. lat.: Die Papillen haben sich seitlich von vorn und unten resp. oben in die verdickten Partien der Zahnleiste eingestülpt	Caninus: Erste Spur der Papilleneinstülpung eben sichtbar			Schmelzpulpa gut entwickelt.	
36 cm	29 Wochen			Zahnscherbchen auf allen Höckern, aber noch nicht miteinander verschmolzen.	Anlage des Zahnsäckchens		I. Prämolar: Betreffende Erhöhung d. Zahnleiste leicht verdickt	II. Prämolar	Zahn schon gut entwickelt u. von d. Leiste abgeschnürt Breite Verbindungsbrücke	
40 cm	33 Wochen			Zahnscherbchen zur gemeinsamen Krone verschmolzen.				Leichte Verdickung des betr. Leistenteiles	Noch kein Zahnscherbchen	

Kinder und deren Alter	Milchzähne					Bleibende Zähne							
	Incisivus medialis	Incisivus lateralis	Caninus	I. Molar	II. Molar	Incisivus medialis	Incisivus lateralis	Caninus	I. Prämolar	II. Prämolar	I. Molar	II. Molar	III. Molar
	Höhe der Zahnscherbchen = Z, Länge der Wurzeln = W												
Neugeborenes	Z = 4½ mm	Z = 4 mm	Z = 2½ mm	Z = 2½—3 mm	Z = 3 mm	Noch kein Zahnscherbchen					Zahnscherbchen auf einem Kronenhöcker		
4 Monate alt	W = ½ mm	Z = 5 mm	Z = 4½—5 mm	Z = 4–5 mm	Z = 3–4 mm						4 Zahnscherbchen, 1—2½ mm	Ende der Zahnleiste verdickt	
6 Monate alt	W = 3½—4 mm	W = 1½ bis 2½ mm	W = ½ mm	Z = 4–5 mm	Z = 3—4½ mm	Z = 3 mm	Z = 2½ mm	Z = 1 mm			4 Z = 2—3½ mm	Seitliche Einstülpung der Papille	
10 Monate alt	Krone durchgebrochen, W = 7 mm	Krone durchgebrochen, W = 6–7 mm	W = 3 mm	Z = vollendet, W = 4 mm	Z = vollendet, W = 1—2½ mm	Z = 6—7 mm	Z = 4 mm	Z = 5 mm	Einstülpung der Papille		Zahnscherbchen verschmolzen, Z = 5–6 mm		

1 Jahr 6 Monate alt	W = 9—10 mm	W = 7—8 mm	Krone durchgebrochen, W = 5—6mm	Krone durchgebrochen, W = 6 mm	W = 2—4 mm	Z = 6 mm	Z = 3½ mm	Z = 5 mm	Anlage d. Zahnsäckchens	Einstülpung der Papille	Z = 5 mm	Zahnsäckchen ausgebildet	
2 Jahre alt	W = 10—11 mm	W = 10—11 mm	W = 9 mm	W = 8–9 mm	Krone durchgebrochen, W = 6 mm	Z = 8 mm	Z = 6—7 mm	Z = 6—7 mm	2 Zahnscherbchen, 2—4 mm	2 Zahnscherbchen, 1—2½ mm	W = ½ mm	4 Zahnscherbchen, Z = 1¼—2 mm	
3½ Jahre alt	W = 11 mm	W = 11 mm	W = 11 mm	W = 8–9 mm	W = 6–7 mm	Krone fertig, W = 1 mm	Z = 7 mm	Z = 8—9 mm	Zahnscherbchen verschmolzen, Z = 5—6 mm	Zahnscherbchen noch getrennt, 1—2½ mm	W = 1½ mm	Z = 2 mm	Ende d. Zahnleiste leicht verdickt
5 Jahre alt													Seitliche Einstülpung d. Papille

Kinder und deren Alter	Milchzähne					Bleibende Zähne							
	Incisivus medialis	Incisivus lateralis	Caninus	I. Molar	II. Molar	Incisivus medialis	Incisivus lateralis	Caninus	I. Prämolar	II. Prämolar	I. Molar	II. Molar	III. Molar
	Höhe der Zahnscherbchen = Z, Länge der Wurzeln = W												
Neugeborenes	Z = $4\frac{1}{2}$ mm	Z = 4 mm	Z = $2\frac{1}{2}$ mm	Z = $2\frac{1}{2}$—3 mm	Z = 3 mm	Noch kein Zahnscherbchen					Zahnscherbchen auf einem Kronenhöcker		
4 Monate alt	W = $\frac{1}{2}$ mm	Z = 5 mm	Z = $4\frac{1}{2}$—5 mm	Z = 4–5 mm	Z = 3–4 mm						4 Zahnscherbchen, 1—$2\frac{1}{4}$ mm	Ende der Zahnleiste verdickt	
6 Monate alt	W = $3\frac{1}{2}$—4 mm	W = $1\frac{1}{2}$ bis $2\frac{1}{2}$ mm	W = $\frac{1}{2}$ mm	Z = 4–5 mm	Z = 3—$4\frac{1}{2}$ mm	Z = 3 mm	Z = $2\frac{1}{4}$ mm	Z = 1 mm			4 Z = 2—$3\frac{1}{2}$ mm	Seitliche Einstülpung der Papille	
10 Monate alt	Krone durchgebrochen, W = 7 mm	Krone durchgebrochen, W = 6–7 mm	W = 3 mm	Z = vollendet, W = 4 mm	Z = vollendet, W = 1—$2\frac{1}{2}$ mm	Z = 6—7 mm	Z = 4 mm	Z = 5 mm	Einstülpung der Papille		Zahnscherbchen verschmolzen, Z = 5—6 mm		

1 Jahr 6 Monate alt	W = 9–10 mm	W = 7–8 mm	Krone durchgebrochen, W = 5–6 mm	Krone durchgebrochen, W = 6 mm	W = 2–4 mm	Z = 6 mm	Z = 3½ mm	Z = 5 mm	Anlage d. Zahnsäckchens	Einstülpung der Papille	Z = 5 mm	Zahnsäckchen ausgebildet	
2 Jahre alt	W = 10–11 mm	W = 10–11 mm	W = 9 mm	W = 8–9 mm	Krone durchgebrochen, W = 6 mm	Z = 8 mm	Z = 6–7 mm	Z = 6–7 mm	2 Zahnscherbchen, 2–4 mm	2 Zahnscherbchen, 1–2½ mm	W = ½ mm	4 Zahnscherbchen, Z = 1½–2 mm	
3½ Jahre alt	W = 11 mm	W = 11 mm	W = 11 mm	W = 8–9 mm	W = 6–7 mm	Krone fertig, W = 1 mm	Z = 7 mm	Z = 8–9 mm	Zahnscherbchen verschmolzen, Z = 5–6 mm	Zahnscherbchen noch getrennt, 1–2½ mm	W = 1½ mm	Z = 2 mm	Ende d. Zahnleiste leicht verdickt
5 Jahre alt													Seitliche Einstülpung d. Papille

B. Modifikationen der Gebißentwickelung in den verschiedenen Säugetierstämmen.

1. Prosimier und Affen.

Für die Entwickelung des Prosimiergebisses liegen einesteils die älteren Angaben zoologischer Systematiker vor, andererseits als erste zusamenhängende Untersuchung mit neuerer Technik eine Arbeit Leches (1896). Die Hauptschwierigkeit für die Beurteilung auch der Ontogenie ist die Unsicherheit, welcher die Phylogenie der Prosimier unterliegt. Nicht zum mindesten ist ein abschließendes Urteil durch die Lückenhaftigkeit des bisher vorliegenden Materials erschwert.

Auch bei den Prosimiern eilt die Zahnentwickelung im Unterkiefer voraus. P_3 entwickelt sich bei Tarsius, Chirogaleus und Galago bemerkenswert spät. Bei Tarsius wird ein unterer I angelegt, der niemals zur Reife gelangt. Bei Tarsius auch löst sich die Zahnleiste vom Mundhöhlenepithel ab, bevor sich die Zahnknospen der Ersatzgeneration bilden.

Die Milch- und Ersatzgenerationen gelangen zu typischer Ausbildung. Hervorzuheben ist, daß bei Lemur der Milcheckzahn eine, der definitive zwei Wurzeln besitzt, bei Galago crassicaudatus ist sogar der Milcheckzahn zweiwurzelig. „Das Vorkommen bei Indrisinae von drei Zähnen im Milchgebiß (nämlich Pd_2 im Oberkiefer, C und Pd_2 im Unterkiefer), deren Nachfolger wohl bei den übrigen Lemuridae, aber nicht bei Indrisinae vorhanden sind, bildet einen wertvollen Beleg für die Anschauung, daß sich das Milchgebiß durch größere Ursprünglichkeit vor dem Ersatzgebiß auszeichnet." Leche (1896). Alle Milchzähne sind schwächer, als die entsprechenden Ersatzzähne.

Ein eigentümliches Extrem der Gebißentwickelung erreicht in dieser Ordnung das Aye-aye, Chiromys madagascariensis. Das erwachsene Tier besitzt bei einer Formel von $I\frac{1}{1}\ C\frac{0}{0}\ P\frac{1}{0}\ M\frac{3}{3}$, darunter ganz gewaltige nagerartige Incisiven, welche sich gegenseitig schräg abkauen und dauernd wachsen. Die Backzähne sind mit Wurzeln versehen und gleichen denen omnivorer Nagetiere. Das Milchgebiss ist durch Peters (1865) bekannt geworden. Es ist noch erhalten, wenn die großen I des definitiven Gebisses bereits durchgebrochen sind und zwar sind auf kurze Dauer die beiden unscheinbaren und typisch lemuroiden Id noch vorhanden, ebenso noch ein C im Oberkiefer und in beiden Kiefern je 2 Milchbackzähne.

Die besondere Bedeutung des Zahnwechsels bei Chiromys besteht darin, daß auch hier das Milchgebiß die ursprüngliche Form beibehalten hat und daß aus diesem Gebiß per analogiam ein Schluß auf den Entwickelungsgang des ähnlichen Nagergebisses möglich ist, wo bei keinem lebenden Repräsentanten mehr dieses Stadium erhalten ist.

Ueber die Entwickelung des Gebisses bei den echten Affen existieren nur wenige Angaben. Es erklärt sich daraus, daß die ersten Entwickelungsstadien denen des Menschen so sehr ähnlich sind und daß ferner der Zahnbau überhaupt keine wesentlicheren Differenzen aufweist, als diejenigen, welche in anderen Ordnungen der Säugetiere Gattungen oder höchstens Familien trennen. Einige aphoristische Beobachtungen über die Anthropomorphengebisse in vorgerückteren Stadien finden sich in der anthropologischen Litteratur, sowie bei Selenka (1900).

2. Insektivoren.

Die Insektivoren haben sich für die vergleichende Anatomie des Zahnsystems als eine der ergiebigsten Gruppen innerhalb der Säugetiere erwiesen. Demgemäß ist im letzten Decennium auch das Studium ihrer Zahnentwickelung besonders eifrig betrieben und vielfach zur Basis weitgreifender Spekulation gemacht worden. Specielle Umbildungen erfährt die Bildung des Einzelzahnes und seiner Teile bei den Insektivoren nicht; dagegen zeigt das Gebiß in seiner Gesamtentwickelung merkwürdige Modifikationen.

Fast am meisten ist die Gattung Erinaceus untersucht worden, bei welcher seit ROUSSEAU (1827) über das Milchgebiß zahlreiche, sich widersprechende Beobachtungen gemacht worden sind. Näheres hierüber siehe bei LECHE (1895), welcher die eingehendsten Untersuchungen über die Erinaceiden angestellt und den vollständigen phylogenetischen Zusammenhang in der Entwickelung des Gebisses der Gattungen Gymnura-Hylomys-Erinaceus nachgewiesen hat. Die Formel für das Ersatzgebiß des Igels ist nach LECHE

$$\frac{I_1 \ I_2 \ I_3 \ C \ P_2 \ P_3 \ P_4 \ M_{1-3}}{I_2 \ I_3 \ C \quad P_3 \ P_4 \ M_{1-3}}.$$

Bei Embryonen von 10 mm Scheitel-Steißlänge tritt die Zahnleiste als gleichmäßige Einwucherung im Mesoderm auf. Eine Zahnfurche kommt noch nicht vor, erst eine Lippenfurche. Als erster Schmelzkeim tritt Id_2 auf den Plan. Ihm folgen bald I_3 C und P_3. Dabei machte LECHE die Beobachtung, daß die Verdichtung des Mesoderms nicht ausschließlich für die Zahnpapillen charakteristisch ist, sondern auch da auftritt, wo die Zahnleiste rasch in das Mesoderm einwuchert. Bald folgt die Anlage von Pd_4 und M_1. Erst bei Embryonen von 23 mm treten Zahnwall und Zahnfurche auf, stehen aber in keiner Beziehung zur Entwickelung des Gebisses. Bei einem Embryo von 38 mm bildet sich vor Id_2 ein rudimentärer Id_1. M_2, der schon früher sich anlegte, hat sich besser ausgebildet. Schon bei 43 mm gerät Id_2 in Zerfall und M_3 tritt auf. Bei 55 mm Länge, von der Schnauze zum Anus gerechnet, wird das Tier geboren. Jetzt macht sich die Dentinabsonderung und gleichzeitig Rückbildungserscheinungen an den

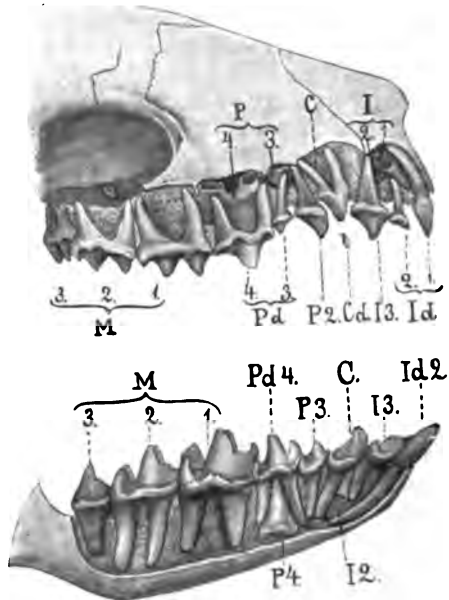


Fig. 249. Aufgeschnittene Kiefer eines Erinaceus europaeus. Der obere *Cd* war schon ausgefallen und ist hier nach einem jüngeren Exemplar eingetragen. Doppelte natürliche Größe. Nach LECHE.

Schmelzorganen geltend. Die Zahnanlagen sind auf überaus verschiedenem Grade der Ausbildung angelangt, doch ist noch keine so weit entwickelt, daß das Zahnfleisch durchbrochen würde. Vom Ersatzgebiß entstehen unmittelbar vor der Geburt I_2, I_3, C, P_3 und P_4. Schon bei einem jungen Tier von 83 mm ist aber die Verbindung zwischen Id_2 und I_2, sowie zwischen den Anlagen von Pd_4 und P_4 aufgehoben. Bei 140 mm sind alle Zahnkronen des zuerst fungierenden Gebisses ausgebildet und auch I_2 und P_4 völlig verkalkt. Die Zahnleiste ist vollkommen resorbiert. Die gegebene Darstellung bezieht sich auf den Unterkiefer. Auch die Verhältnisse des Oberkiefers sind ähnliche. Bei der Geburt ist *Cd* rudimentär, aber allen anderen Zähnen in der Entwickelung vorangeeilt. Von Ersatzzähnen sind die Keime von I_1 und P_4 entwickelt. Besonders bemerkenswert ist der labialwärts von I_3 liegende Schmelzkeim eines nie zur Ausbildung gelangenden Id_3. In Uebereinstimmung mit Sahlertz (1871) stellt Leche für Erinaceus europaeus die folgende Gesamtformel auf:

	I	*C*	*P*	*M*
	1. 2. 3.	1.	2. 3. 4.	1. 2. 3.
	1. 2.	1.	3. 4.	
	2.		4.	
	2.	1.	3. 4.	1. 2. 3.

Der Wechsel der übrigen Zähne, mit Ausnahme von *Cd* des Oberkiefers, findet erst nach dem Durchbruch des hintersten Molaren statt. Besonders bemerkenswert ist, daß die Zähne ein sehr verschiedenes Entwickelungstempo einhalten und daß die zuletzt fertig werdenden Zähne der 1. Funktionsreihe, nicht nur die schwächsten, sondern auch die einzigen Antemolaren sind, welche nicht gewechselt werden, während in der 2. Funktionsreihe die stärksten sich zuerst anlegen und ausbilden. Während der ersten Monate besitzt also der Igel ein Gebiß, welches, abgesehen von den Molaren, aus drei verschiedenen Arten von Zähnen, nämlich echten Milchzähnen, nicht wechselnden Antemolaren und einem Ersatzprämolaren zusammengesetzt ist. An diesem klassischen Objekte ist auch Leche zur Einsicht gelangt, daß eine Wertung der Elemente vom Standpunkt der ontogenetischen Urkunden aus geradezu unmöglich ist und er ist durch Kombination seiner Beobachtungen mit denen an den nahe verwandten erwachsenen, sowie an fossilen Formen zu den schönsten phylogenetischen Resultaten gelangt, für die wir hier auf seine Originalarbeit hinweisen müssen. In seiner Gesamtheit faßt er das Erinaceusgebiß als durch Entwertung der mittleren und höhere Ausbildung der vorderen Antemolaren entstanden auf. Denn bei den weniger specialisierten Gattungen Gymnura und Hylomys kommt ein so gut wie vollständiger Zahnwechsel vor, während bei der extrem specialisierten Familie der Soricidae ein solcher gänzlich fehlt. Bei Erinaceus, welcher in der Mitte zwischen beiden Extremen steht, gehörten die keinen Zahnwechsel unterworfenen Antemolaren ursprünglich der Ersatzdentition an, beschleunigten aber durch den Verlust der entsprechenden Zähne der Milchdentition ihr Entwickelungstempo und traten so in die Reihe der Milchdentition über, um zuerst zusammen mit dieser, später zusammen mit den Ersatzzähnen zu funktionieren. Ontogenetisch ist dieser Entwickelungsgang in seinen verschiedenen Stadien noch bei I_3 und C im Oberkiefer vorgezeichnet (Leche). Für die Centetiden hat Leche gezeigt, daß meist die Milchzähne noch zusammen mit allen Molaren funktionieren; bei Hemicentetes und Ericulus erfolgt der Zahnwechsel überhaupt erst, wenn das Tier

bereits erwachsen ist. Bei den Solenodontiden sind alle Milchzähne einfacher gebaut, als die entsprechenden Ersatzzähne. Dasselbe gilt für die Tupajiden. Die Milchzähne von Talpa sind als rudimentär zu betrachten im Vergleich zu den Ersatzzähnen: ja bei Scalops und Condylura werden sie resorbiert, ohne das Zahnfleisch durchbrochen zu haben. M. WOODWARD (1896) kam auf Grund seiner vorwiegend vergleichend-anatomisch orientierten Untersuchungen zu dem Resultat, daß innerhalb der Insektivoren sich im Allgemeinen eine Tendenz zur funktionellen Reduktion des Milchgebisses geltend mache und ferner, daß die Zeit der Entwickelung eines Zahnes niemals als Kriterium für seine Zugehörigkeit zu einer Dentition gelten könne. Endlich ist zu erwähnen, daß LECHE bei Erinaceus Spuren sowohl der prälactealen, als auch der postpermanenten Dentition nachgewiesen hat.

Eine Sonderstellung innerhalb der Insektivoren und der Säugetiere überhaupt nimmt die Familie der Galeopitheciden ein, sowohl durch andere Eigenschaften, als auch durch die Beschaffenheit ihres Zahnsystems. Nachdem bereits OWEN und DE BLAINVILLE des Milchgebisses Erwähnung gethan haben, hat LECHE (1885) gezeigt, daß der Zahnwechsel auffallend spät vor sich geht, indem alle Molaren während einiger Zeit mit den Zähnen des Milchgebisses gleichzeitig funktionieren und die Eigentümlichkeiten der Gattung (die kammartigen Incisiven und der Besitz zweier Wurzeln bei I_2 und P_1) in beiden Dentitionen zum Ausdruck gelangen. Diese Angaben hat DEPENDORF (1896) bestätigt und erweitert. Nach ihm treten die eigentümlichen Zinken der Incisiven, obschon sie ein phyletisch sehr später Erwerb sein müssen, bereits bei Embryonen von 14 cm auf. Ferner kommt sowohl die prälacteale, als die postpermanente Dentition zur Anlage. Die Gleichwertigkeit beider Dentitionen hält DEPENDORF nicht für einen Neuerwerb, sondern für ein altes Erbstück.

3. Chiroptern.

An das Gebiß der Insektivoren schließen wir zweckmäßig daß der Fledermäuse an. Abgesehen von Angaben älterer Autoren besitzen wir zwei ausführliche und sorgfältige Monographien von LECHE (1876—78 und 1892) über dieses keineswegs einfache Thema. Ohne auf dessen vergleichend anatomische Seite einzutreten, wollen wir nur hervorheben, daß die Homologisierung der Prämolaren hier besondere Schwierigkeiten bereitet, daß das Auftreten einer größeren Zahl von Backzähnen mit einer größeren Entwickelung des Einzelzahnes zusammenhängt und daß im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwickelung die Reduktion der Zahnzahl entweder nur die Prämolaren beschlägt (Ch. insectivora) oder auch die Molaren (Pteropi). Sodann zeichnen sich die Chiroptera dadurch aus, daß auch das Ersatzgebiß schon frühzeitig angelegt ist und verkalkt, so bei Phyllostoma hastatum schon wenn der Embryo die Hälfte seiner Länge erreicht. Außerdem ist aber bei dieser Säugetierordnung eines entwickelungsgeschichtlich abweichenden Verhältnisses zu gedenken, das innerhalb der Vertebraten einzig dasteht.

Unsere Fig. 250 giebt die Schneide- und Eckzähne des Zwischenkiefers von Ametrida centurio wieder und zwar die des Milchgebisses und die des Ersatzgebisses. Während die letzteren den typisch frugivoren und insektivoren Charakter zeigen, hat das Milchgebiß eine Modifikation erfahren. Die einzelnen Zähne sind zu feinen gekrümmten

Häkchen geworden und dienen den Föten dazu, sich an der Brust der Mutter festzuhalten, während sie herumflatternd ihre Nahrung sucht. Die Lebensweise der Fledermäuse, welche so viele andere tiefgreifende Veränderungen in ihrer Organisation zur Folge gehabt hat, beeinflußt also auch das Milchgebiß, welches weit entfernt davon, hier ein primitives Gepräge bewahrt zu haben, der weitesten Anpassung unterlegen ist und eine „beispiellose Unabhängigkeit“ vom Ersatzgebiß gewonnen hat.

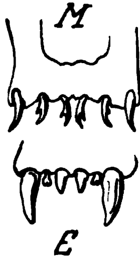


Fig. 250. Obere Schneide- und Eckzähne von Ametrida centurio. *M* Milchgebiß. *E* Ersatzgebiß. 3-fach vergr. 4½-fach vergr. Nach LECHE.

4. Fissipede Carnivoren.

Die Gebißentwickelung der Carnivoren zeigt im ganzen wenig Verschiedenheit innerhalb des gesamten Stammes und überhaupt wenig Abweichungen von der Entwickelung eines typischen diphyodonten Säugetiergebisses.

Nach v. ZITTEL's zusammenfassender Darstellung stimmen die ausschließlich fossilen Creodontier in dieser Hinsicht ganz mit den lebenden Carnivoren überein, „indem sie mehrere *P*, die *C* und *I* wechseln, und das Milchgebiß nicht wie viele Insectivoren im embryonalen oder doch sehr jugendlichen Zustand verlieren, sondern demselben eine verhältnismäßig lange Funktionsdauer gestatten. Von den Milchbackenzähnen gleicht der hinterste einem echten *M*, der vorletzte dem letzten *P* des definitiven Gebisses.“

Einer ausführlichen auch auf Modellen und mikroskopischer Praeparation beruhenden Arbeit von SCHEIDT (1894) ist über die Zahnentwickelung der Hauskatze folgendes zu entnehmen. Die erste Anlage der Zahnleiste muß erfolgen, bevor der Embryo 30 mm Totallänge erreicht hat. Bei 31 mm fand SCHEIDT bereits deutlich erkennbare Zahnanlagen auf dem glockenförmigen Stadium, wie sie etwa RÖSE vom menschlichen Embryo bei 18 cm Länge beschreibt. Es sind hier vom Milchgebiß 3 *I*, ein *C* und 3 *P* vorhanden, sowie bereits die *I* und *C* des definitiven Gebisses. Nur über den letzteren hängt die Zahnanlage mit der Mundschleimhaut zusammen, sonst ist sie von ihr abgelöst. Auf diesem Stadium macht sich bereits besonders am Pd_2 die definitive Form geltend, im Vergleich zu ihm ist Pd_1 winzig. Die Unterkieferanlagen eilen denen des Oberkiefers in der Entwickelung voraus, wie denn auch im Gegensatz zum Oberkiefer bereits die Anlage des Ersatzzahnes für P_2 vorhanden ist.

Bei 12,4 cm also unmittelbar vor der Geburt, sind im Unterkiefer alle Zähne angelegt, wogegen im Oberkiefer noch die Anlagen der Molaren fehlen. Der Durchbruch der Milchzähne erfolgt bei 4,4 cm Kopflänge, und bei 6,8 cm sind außer *Pd*, alle Milchzähne durchgebrochen. Für die specielle Beschreibung des Milchgebisses der Katze sei auf die Arbeit von ROUSSEAU (1827) hingewiesen. Im Anschluß an diese Ausführungen SCHEIDT's geben wir die Abbildung des Gebisses von einem Leoparden im Zahnwechsel. Hierbei tritt das für die Raubtiere charakteristische Factum zu Tage, daß der Reißzahn des Milchgebisses nicht dem des definitiven Gebisses entspricht, indem im Oberkiefer Pd_2 die Gestalt von P_3 und im Unterkiefer P_3 die

von M_1 besitzt. (Wir zählen hierbei nicht nach der vergleichend anatomischen Zählung, bei welcher P_1 als ganz ausgefallen angenommen wird). Noch sei die Bemerkung LECHE's (1895) erwähnt,



Fig. 251. Linker Oberkiefer eines zweijährigen Leoparden im Zahnwechsel. Die *I* sind bereits gewechselt. N. Gr.

daß bei einem fast reifen Embryo der Schmelzkeim des Milcheckzahnes sich schon vollständig von der Zahnleiste abgeschnürt hat.

Von vergleichend-anatomischem Gesichtspunkt aus hat M. TIMS (1896) der Embryonalentwickelung des Hundegebisses Beachtung geschenkt. Nach ihm sind die lacteale, permanente und postpermanente Dentition vorhanden, dagegen konnte er keine Spuren einer praelactealen auffinden. Der Zahndurchbruch geschieht folgendermaßen: Der erste durchbrechende Zahn ist der untere Reißzahn Pd_4, schnell folgt ihm der obere Pd_3 am Ende der 2. Woche nach der Geburt. Ende der 3. Woche beginnen Pd_3 und C im Unterkiefer zu erscheinen, denen bald C und I_3 im Oberkiefer folgen. Dann kommen Pd_2 und Pd_4 des Oberkiefers, endlich der Rest der oberen und unteren Incisiven. Der letzte Milchzahn ist Pd_2 im Unterkiefer, der erst am Anfang des 3. Monats erscheint. Für die specielle Beschreibung der Milchzähne sei auf das Original verwiesen.

Besonders eingehend hat TIMS die Zeiten des Auftretens der einzelnen Höcker der Molaren verfolgt und gefunden, daß die embryologische Reihenfolge der palaeontologischen vollständig entspricht. Er unterscheidet als Reihenfolge des Auftretens: 1. der primäre Conus, 2. der vordere, 3. der hintere, 4. der innere Höcker des Cingulums, 5. der sekundäre Conus.

5. Pinnipedier.

Das Pinnipediergebiß ist in seiner definitiven Form und in seinen Entwickelungszuständen von allergrößter Bedeutung. Es tritt auf mit allen vier bei Säugetieren möglichen Dentitionen, von denen KÜKENTHAL (1893) für Phoca die praelacteale und postpermanente und LECHE (1892 u. 1895) die postpermanente nachgewiesen haben. Die Milchzahngeneration kommt nur noch zu rudimentärer Entfaltung und unterliegt in Bezug auf ihre Ausdauer erheblichen Schwankungen. Nach LECHE (1895) erfolgt der Zahnwechsel umso zeitiger, je unter-

geordneter die Rolle ist, welche das Gebiß spielt. Die Einzelzähne der Ersatzgeneration sind von einem eigentümlichen grob blattartig gesägten Typus oder kegelförmig, der Unterschied zwischen Praemolaren und Molaren läßt sich nur nach der Zahl der vorangehenden Milchzähne bemessen, nicht aber nach der Gestalt der Zähne selbst, der Form nach gehen die Praemolaren allmählich in die Molaren über. Von den drei hier zu unterscheidenden Familien sind die Otariiden an den Anfang, die Phociden in die Mitte, die Trichechiden ans Ende zu setzen.

Die Otariiden, mit einem definitiven Gebiß von $I\,\frac{3}{2}\,C\,\frac{1}{1}\,P\,\frac{4}{4}\,M\,\frac{2-1}{1}$ besitzen noch relativ größere Milchzähne, welche nach Flower (1881) erst verschwinden, wenn das Junge einige Wochen alt ist. Die Phociden, mit einem definitiven Gebiß von $I\,\frac{3}{3}\,C\,\frac{1}{1}\,P\,\frac{4}{4}\,M\,\frac{1}{1}$ verlieren ihr Milchgebiß, (Fig. 252) in der 1. Woche nach der Geburt, nur der Milcheckzahn persistiert etwas länger. Dabei durchbricht die Mehrzahl der Milchzähne das Zahnfleisch gar nicht, sondern wird



Fig. 252. Gebiß eines Neugeborenen von Phoca vitulina. Zweifache nat. Gr. Man beachte die von Leche hervorgehobene Verschiedenheit des ersten *P* in Bezug auf Lage und Form.

innerhalb desselben resorbiert. Auf unserer Figur zeigen die beiden Milchmolaren deutlich an ihren vorderen Wurzeln die Spuren dieser Resorption. Nach Leche wird bei Halichoerus, nach Reinhardt (1864) bei Cystophora und nach Flower bei Macrorhinus das Milchgebiß bereits vor der Geburt resorbiert.

Die Trichechiden, mit einem definitiven Gebiß von anfänglich $I\,\frac{3}{3}\,C\,\frac{1}{1}\,M\,\frac{4}{4}$ und in späterem Alter $I\,\frac{1}{0}\,C\,\frac{1}{1}\,M\,\frac{3}{3}$ besitzen ein Milchgebiß von 4 Milchzähnen in jedem Kiefer, doch gehen die Zähne zur Zeit der Geburt verloren und es ist fraglich, ob die in späterem Alter ausfallenden dem Milch- oder dem Ersatzgebiß angehören.

Für das Auftreten von überzähligen Praemolaren, das bei Pinnipediern besonders häufig ist, nimmt Leche die postpermanente Dentition in Anspruch. Für die weitere Verwertung des Pinnipediergebisses im Dienste der vergleichenden Anatomie muß auf die Arbeiten von Kükenthal und Leche selbst verwiesen werden.

6. Cetaceen.

Ueber die Entwickelung des Gebisses der Zahnwale waren vor Kükenthal's (1897) Untersuchungen nur zerstreute Notizen vorhanden. Wir haben uns daher vornehmlich an die von diesem Forscher gemachten Angaben zu halten, doch sind sie zu ergänzen nach den

Angaben von LECHE (1895) und OHLIN (1896). Den embryologischen Beobachtungen sind jedoch einige stammesgeschichtliche Bemerkungen vorauszuschicken.

Der Stamm der Zahnwale, beginnt mit Gebißformen die noch einigermaßen an die übrigen Säugetiergebisse sich anschließen. Das Gebiß von Zeuglodon mit seiner geringen Zahl von Zähnen ist noch vollständig heterodont und verbietet nicht unbedingt einen Anschluß an das Pinnipediergebiß umsomehr, da es nach LECHE (1895) als sicher diphyodont gelten darf. Mit zunehmender Zahnzahl beginnen die Backzähne sich der Kegelform zu nähern, die bei den Delphinen keinen Unterschied der verschiedenen Gebißabschnitte mehr erkennen läßt. Von diesem aus zahlreichen Elementen bestehenden Gebiß aus findet Reduktion nach verschiedenen Richtungen hin statt, einmal nach den Physeteriden, bei denen nur die Unterkieferreihe beibehalten wird, dann nach den Ziphiiden, bei denen nur je ein großer Unterkieferzahn persistiert, drittens nach Monodon hin, wo nur im Oberkiefer Zähne im späteren Alter erhalten bleiben, die beim Weibchen im Kiefer zurückgehalten werden, während beim Männchen in der Regel nur der linke zur Ausbildung gelangt.

Stammesgeschichtlich so rasch verlaufende Ereignisse können nicht ohne Eingriff in die Entwickelungsgeschichte verlaufen und dementsprechend haben wir dann bei den Zahnwalen, wenn auch noch lückenhafte, so doch sehr lehrreiche Befunde zu erwarten. Solange es jedoch an einer Kontrolle der Beobachtung von Schnitten durch Rekonstruktion fehlt, sind die Resultate nicht als völlig sichere zu betrachten.

Bei Beluga leucas, einem typischen Delphin ist die Zahnleiste im vordersten Teile des Kiefers netzartig aufgelöst. Epithelperlen zeigen an, daß hier wohl Zahnanlagen verloren gegangen sind. Die Anlagen der durchbrechenden Zähne entstehen wie Milchzähne eines typischen Säugetiers, entsprechen also der Milchdentition. Dafür spricht auch der Umstand, daß außer ihnen rudimentäre Ersatzzahnanlagen vorhanden sind. Im Anschluß an KÜKENTHAL beschreibt LECHE das Schmelzorgan von Phocaena, welches weder Sternzellen noch eine cylindrische Ameloblastenschicht besitzt.

Am Gebiß des Delphin finden sich Varietäten in der Anordnung der Zähne, so zwar, daß sich gelegentlich zwei Zähne des einen Kiefers in den Zwischenraum zweier Zähne des anderen einschieben. Diese Erscheinung beschränkt sich ausschließlich auf den mittleren

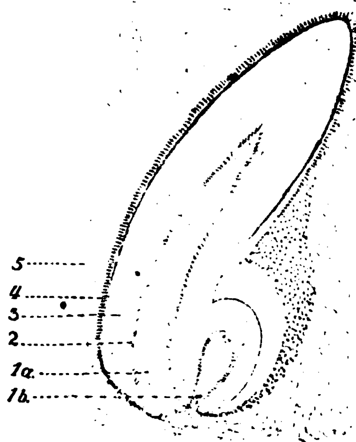


Fig. 253. Querschnitt durch einen Zahn aus der Mitte des Oberkiefers eines Braunfischembryos von 68 cm Länge. *1a* große, *1b* kleine Zahnpapille. *2* Odontablastenschicht. *3* Dentin. *4* inneres Schmelzepithel. *5* Bindegewebe. Vergr. 33. Nach KÜKENTHAL.

und hinteren Teil der Kiefer. Es kann auch zur Verschmelzung solcher Zähne unter sich kommen Fig. 253. Es können aber auch nach Kükenthal zwei Zähne, welche nicht derselben Dentition angehören, sondern zwei verschiedenen, unter sich zu einem Zahne verschmelzen. Wir reproduzieren nebenstehend diesen von Kükenthal beschriebenen Fall.

Daraus nun leitet Kükenthal ab, daß die einfachen Kegelzähne der Zahnwale hervorgegangen seien aus mehrspitzigen der heterodonten Vorfahren, indem jede Spitze im Zusammenhang mit der Verlängerung der Kiefer selbständig geworden sei. Als Neuerwerbungen seien diese Anomalien nicht aufzufassen, da sie gerade bei Delphinen, also stammesgeschichtlich culminierenden Cetaceen, vorhanden sind. Aber nicht ausschließlich durch Teilung soll die große Zahl der Cetaceenzähne entstanden sein, sondern Neubildung könne auch an der nach hinten fortwuchernden Zahnleiste stattgefunden haben.

Als ein reduziertes Delphingebiß unter Specialisierung einzelner Zähne ist dasjenige der Ziphiiden zu betrachten. Hyperoodon besitzt allein im Unterkiefer 2 große, ca. 4 cm lange kegelförmige Zähne, welche beinahe horizontal nach vorn gerichtet sind. Außer diesen finden sich noch 11 winzige Abortivzähne im Unterkiefer und 13 ebensolche im Oberkiefer (Kükenthal). Nun fand Ohlin (1896) bei einem jungen Fötus eine zusammenhängende Zahnleiste, die bei älteren Föten bereits in getrennte Epithelreste zerfällt. Das Maximum der Anlagen wird erreicht, wenn dieselben auf dem kappenförmigen Stadium angelegt sind. Dann sind es deren 40 im Oberkiefer und 36 im Unterkiefer. Davon sollen dann alle bis auf 6 oder 7 in jedem Kiefer zu Grunde gehen. Ersatzanlagen konnte Ohlan nicht nachweisen.

Eine extreme Specialisierung nicht nur des Walgebisses, sondern auch des Säugetiergebisses überhaupt tritt uns in Mesoplodon Layardii entgegen. Hier gelangen nach Turner (s. Tomes 1898) zwei Unterkieferzähne zur Ausbildung, welche als flache, etwas gekrümmte Bänder nach oben und medialwärts konvergieren und in höherem Alter den Oberkiefer über dem Unterkiefer so fixieren, daß er kaum mehr beweglich ist. Hierbei besteht der eigentliche Zahn nur aus einem kleinen Hütchen von schmelzbedecktem Dentin. Die Hauptmasse des ganzen Gebildes ist ein riesiger und strukturell eigentümlich modifizierter Sockel von Cement, der auch die Pulpahöhle auf einen minimalen Kanal einengt. Ueber die Embryologie dieses aberranten Gebildes ist noch nichts bekannt.

Der Narwal ist nur mit zwei persistenten Zähnen des Zwischenkiefers versehen. Beim Weibchen bleiben sie, nachdem sie etwa 15 cm Länge erreicht haben und verkalkt sind, im Knochen eingeschlossen. Beim Männchen setzt der linke, selten beide Zähne das Wachstum fort bis zu etwa 10 Fuß Länge. Aus den lückenhaften Angaben über die Entwickelung dieses Gebisses sei hervorgehoben, daß nach Stannius beim Fötus zwei abortive Schneidezähne vorhanden sind, nach Eschricht (1849) und Berthold (1850) hinter dem Stoßzahn zwei rudimentäre Oberkieferzähne. Kükenthal untersuchte Embryonen von 13,8 cm und 25,7 cm und fand beim jüngeren derselben auch im Unterkiefer Zahnanlagen und zwar an einer jederseits sich nach hinten verlierenden Zahnleiste; beim älteren besaß der Oberkiefer nur eine Anlage und der Stoßzahn entstand ohne Vorgänger auf einer Doppelpapille. Der

Verbindung der Zahnanlagen mit der Zahnleiste zufolge gehören auch die Zähne des Narwal der ersten Dentition an, indem seitlich von der Zahnanlage nach der inneren Seite zu das freie kolbenförmig angeschwollene Ende der Zahnleiste liegt.

Das Gebiß der Bartenwale ist von E. GEOFFROY-ST. HILAIRE (1807) entdeckt worden und hat späterhin zu mehrfacher Untersuchung Veranlassung gegeben. [JULIN (1880), M. WEBER (1886), POUCHET und CHABRY (1884)]. Es ist auch von KÜKENTHAL nach verschiedenen Richtungen spekulativ verwertet worden. Aus den Forschungen der verschiedenen Autoren geht folgender Sachverhalt hervor: Die Zahnanlagen treten schon im frühen Embryonalleben auf, erreichen ihre höchste Entwickelung bei $^1/_4$ bis $^1/_3$ der Länge des reifen Fötus und sind bei halber Länge desselben schon wieder spurlos zurückgebildet. Die Zahl der Zahnanlagen beträgt ca. 40—53 in jedem Kiefer und in ihrer Ausbildung eilt der Oberkiefer dem Unterkiefer voraus (Fig. 254). Die Zahnleiste dokumentiert ihren rudimentären Zustand dadurch, daß sie netzartig aufgelöst ist. Die einzel-

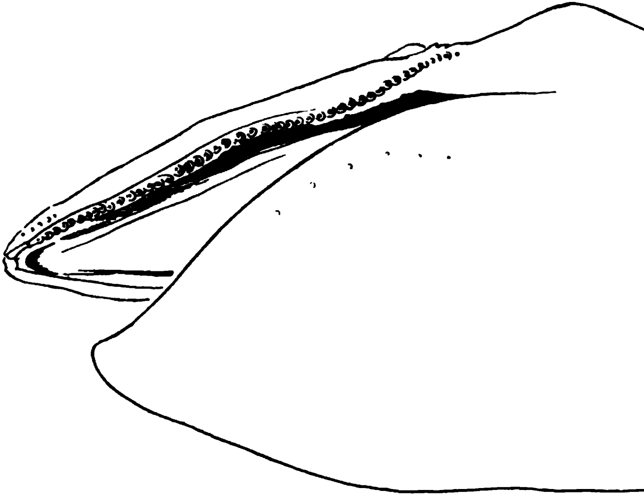


Fig. 254. Kopf eines Embryo von Balaenoptera musculus von 123 cm Länge mit freigelegter Zahnreihe des Oberkiefers. $^1/_3$ nat. Gr. Nach KÜKENTHAL.

nen Zahnanlagen bestehen zum Teil aus bloßen Epithelanschwellungen; doch kommt es daneben auch zur Ausbildung regelrechter Schmelzorgane, wenn auch Schmelz nicht produziert wird, sondern nur ein Dentinkegel. Schon die älteren Beobachter wußten, daß die Zahnkronen hierbei nicht immer einfach sind, sondern oft aus zwei oder mehreren Kegeln zusammengesetzt erscheinen. Aber erst KÜKENTHAL hat dargethan, daß im Laufe der embryonalen Entwickelung von Balaenoptera musculus sich die Zahl der insgesamt angelegten Zahnspitzen gleich bleibt, daß aber zwei- oder mehrspitzige Zähnchen nur in den früheren Stadien angetroffen werden. Hieraus sowie aus der Beobachtung von verschiedenen Stadien der Teilung von Schmelzorganen hat er den Schluß gezogen, daß ein Teil der einspitzigen Zähnchen durch Teilung aus mehrspitzigen hervorgehe und daß somit

dieses ganze homodonte Gebiß aus einem ursprünglich heterodonten durch Teilung der Backzähne hervorgegangen sei. Auch den Resorptionsprozeß der Zähnchen hat er verfolgt und konstatiert, daß die Rückbildung des Dentinkegels von der Spitze her vor sich geht. Hier ist noch Leche's Beobachtung hervorzuheben, daß bei einem Balaenopteraembryo von 70 cm die Zahnanlagen auf dem glockenförmigen Stadium gefunden werden und mit typisch ausgebildeter Schmelzpulpa versehen sind.

Das Bartenwalgebiß wird von Kükenthal als homolog der Milchdentition betrachtet und zwar einmal, weil er auch Anschwellungen der Zahnleiste beobachten konnte, die den prälaktealen Anlagen entsprechen sollen, dann aber auch, weil Schmelzorgane zur Beobachtung gelangten, die er nicht als in Spaltung begriffen deute, sondern so entstanden, daß hier die kleinere Ersatzzahnanlage in die Milchzahnanlage aufgenommen werde, wie er es für Zahnwale beobachtet hat.

Wir sind mit Leche (1895) der Ansicht, daß wir „die Frage nach der Homologisierung des Gebisses der Waltiere bis auf weiteres als eine offene zu betrachten haben“.

7. Ungulaten.

Die Huftiere bilden in der Gegenwart den reichst entfalteten Stamm der pflanzenfressenden Säugetiere. Dem entspricht denn auch die Mannigfaltigkeit ihres Gebisses, dessen Umwandlung von generellsten an die Omnivoren anschließenden Formen bis zu den extremen Specialitäten, wie sie uns im Gebiß der Pferde, der Elefanten und der Seekühe entgegentreten, zu verfolgen sind. Daß von solchen Anpassungen auch die Entwickelung des Gebisses in Mitleidenschaft gezogen wird, versteht sich von selbst und so stoßen wir denn viefach auf Modifikationen der Zahnentwickelung, die einzig dastehen. Zudem ist das Gebiß unserer hierher gehörigen Haustiere von alters her ein beliebtes Objekt für ontogenetische Untersuchungen gewesen und an ihm sind vielfach die allgemeinen Anschauungen über Gebißentwickelung in älterer Zeit gebildet worden. Auch erwies sich schon für den Tierzüchter das Gebiß und seine Entwickelung als das zuverlässigste Altersmerkmal (G. T. Brown, Nehring). Von der Zahnentwickelung bei den primitiveren Huftieren mit der Zahnformel $\frac{3.\ 1.\ 4.\ 3}{3.\ 1.\ 4.\ 3}$ und bunodonten Backzähnen wissen wir wenig, teils weil sie bereits ausgestorben oder noch nicht im Zusammenhang untersucht worden sind; am nächsten dürften ihnen unter den noch lebenden die Kameele und die Schweine kommen. Reichlicher sind die Quellen über die Gebißentwickelung bei den Huftieren mittlerer Specialisierung und bei den extremen Formen. Von diesen sollen zunächst die ersteren zur Darstellung gelangen.

Im allgemeinen läßt sich über diese Gruppe der Huftiere sagen, daß ihr Milchgebiß zu einer für Säugetiere normalen Entfaltung gedeiht und sich auch innerhalb derselben auf dieser Höhe behauptet unter Anlehnung seiner Formen an die des definitiven Gebisses. Besonderes Interesse beanspruchen daher die vielfach nur ontogenetisch auftretenden Zahnrudimente der vorderen Praemolargegend, die Entwickelungsvorgänge an den eigentümlich specialisierten Zahngestalten und an ihren Substanzen. Trotzdem sich die ontogenetische Untersuchung vielfach als wertvolles Kriterium für die Homologisierung

der Einzelzähne innerhalb der Ungulatengebisse erwiesen hat, verbietet es sich von selbst, auf diese ins Gebiet der vergleichenden Anatomie gehörenden Fragen einzutreten.

Das Gebiß der Hyracoidea ist zuerst an Procavia capensis von M. WOODWARD (1892) eingehend beschrieben und in seiner Entwickelung verfolgt worden. Hierbei kam WOODWARD zu dem Resultat, daß für die Bezahnung des erwachsenen Tieres die Formel $I\frac{1}{2}\ C\frac{(1)}{0?}\ P\frac{4}{4}\ M\frac{3}{3}$ gilt und daß das Milchgebiß aus $I\frac{3}{2}\ C\frac{1}{1}\ M\frac{4}{4}$ besteht. Bei einem Fötus von 12,5 cm fand er im Unterkiefer acht, im Oberkiefer sieben Zähne. Hiervon sind die rudimentären I_2 u. I_3 und C des Oberkiefers, sowie C des Unterkiefers variabel. FLEISCHMANN (1897) beobachtete indes, daß hinter den Schneidezähnen rudimentäre, überhaupt nie durchbrechende Ersatzzähne zur Anlage gelangen, deren Deutung er offen läßt. Nach einer von ADLOFF (1901) in Aussicht gestellten Arbeit soll auch die prälakteale Dentition bei Hyrax besonders schön zum Ausdruck kommen.

Für die Gebißentwickelung des Schweines liegt eine reiche Litteratur vor, von der wir nur die Arbeiten von NEHRING (1888), NAWROTH (1893), POUCHET et CHABRY (1884), TAEKER (1892), LESBRE, STEHLIN (1900), ADLOFF (1901) und BILD, (1902) anführen. Nach NEHRING haben für das normale Hausschwein im Durchschnitt folgende Durchbruchszeiten der verschiedenen Zähne zu gelten:

Normale Durchbruchszeiten für die Zähne des Schweinegebisses nach NEHRING.

Milchgebiß.				Ersatzgebiß.			
I_1		3–4	Wochen	I_1		12	Monate
I_2	oben	12	„	I_2	oben	18	„
	unten	8	„		unten	17	„
I_3 / C	bei der Geburt			I_3		9	„
				C		9	„
M		7	„	P_1	(Wolfszahn)	5	„
M_1	oben	8	Tage	P_2		14—15	„
	unten	3—4	Wochen	P_3		13—14	„
M_2	oben	3—4	„	P_4		13—14	„
	unten	8	Tage	M_1		5	„
				M_2		9—10	„
				M_3		18—19	„

Im Gegensatz zu NEHRING und der älteren Meinung von HENSEL beistimmend, betrachtet ADLOFF den „Wolfszahn“ als ersten Praemolaren des Milchgebisses. Diese Ansicht deckt sich mit den Angaben und Schlüssen von LESBRE, welcher neben dem Wolfszahn in einem Falle dessen Ersatzzahn atavistisch vorfand. ADLOFF gelang es auch, vor den Incisiven prälakteale Zahnknospen aufzufinden, und BILD, der ADLOFF's Untersuchungen bestätigte, erweiterte diese Angabe dahin, daß bei ca. 60 mm Nackensteißlänge die Prälaktealzahnanlagen auftreten und in der Folge bei allen Zähnen der Kiefer nachzuweisen seien. ADLOFF wies ferner einen atavistisch auftretenden I_4 des Oberkiefers nach, während BILD, das Verhältnis der Lippenfurchenanlage zur Zahnleiste beleuchtend, eine primäre und eine sekundäre Lippenfurche unterscheidet. Erstere ist diejenige, „welche lediglich durch das Vordringen eines Teiles des verdickten Epithels der Lippenfurchenanlage gegen das Mesoderm zu stande kommt“, letztere bildet

sich erst später aus und entsteht durch den Zerfall der im Innern der Lippenfurchenanlage liegenden Epithelzellen. Hierbei tritt er der Behauptung Wilson u. Hills (1897) entgegen, wonach die Entstehung der Lippenfurchenanlage von der Zahnleiste abhängig sein sollte.

Für die Kameele, denen im erwachsenen Zustand die beiden oberen ersten Incisivenpaare fehlen, giebt Owen (nach Tomes) an, daß an ganz jungen Schädeln sechs obere *I* vorhanden seien, deren erstes Paar früh verloren gehe. Nach Vallois ist der Zahnwechsel erst im 7. Jahre vollendet.

Schafsembryonen sind von älteren Autoren zur Feststellung allgemein entwickelungsgeschichtlicher Fakta benutzt worden. Goodsir (1839), Hertz (1866), v. Kölliker (1864), Legros et Magitot (1879), Pouchet et Chabry (1884). Eine zusammenhängende Entwickelungsgeschichte des Schafgebisses zugleich mit sorgfältig erwogenen Ausblicken auf die Entwickelungsgeschichte des Säugetiergebisses überhaupt findet sich bei A. Hoffmann (1894). Bei Embryonen von 5,5 cm durchzieht die Zahnleiste den Unterkiefer als fortlaufende Epitheleinsenkung. Die Anlagen der Vorderzähne (I_3 und C) sind knospenförmig, die median gelegenen weiter fortgeschritten als die lateralen. Hinter der Eckzahnanlage läuft die Zahnleiste weiter, auch über die Region des Pd_1 hinaus, der gar nicht zur Ausbildung gelangt und von dem auch nicht einmal mehr eine Knospe angelegt wird. Die Anlagen der Schmelzorgane gehen ausschließlich aus dem lingualen Blatt der Zahnleiste hervor. Von den drei nun folgenden Anlagen der Backzähne ist die hinterste am weitesten entwickelt und steht auf dem glockenförmigen Stadium, wenn Pd_2 erst eine geringe Anschwellung an der Zahnleiste bildet. Von den im erwachsenen Gebiß fehlenden Vorderzähnen des Oberkiefers sind die Incisiven spurlos auch in der Anlage verschwunden (Schwinck, 1888), während Cd_1 sich als Anschwellung der Zahnleiste deutlich bemerkbar macht, wie schon Piana festgestellt hatte; außerdem sind die drei Milchbackenzähne wie im Unterkiefer auch hier angelegt. Beim Embryo von 7,5 cm haben die auf dem früheren Stadium fehlenden Anlagen sich nicht etwa noch ausgebildet, vielmehr beginnt die Zahnleiste in der vorderen Prämolargegend sich zurückzubilden und schnürt sich vom Mundhöhlenepithel da und dort ab. In innigem Anschluß an die Zahnleiste bildet sich die Lippenfurchenleiste aus und zwar als embryonales Organ, das sich später proportional der Rückbildung der Zähne rückbildet.

Bei den Huftieren kommt es vor dem Durchbruch der Zähne vielfach zur Absonderung einer Cementschicht, welche nicht nur die Wurzel, sondern auch die Krone des Zahnes überzieht, des sogenannten Kronencements. Auf seine Ausscheidung hat Hoffmann sein Augenmerk gerichtet. Wenn der wachsende Zahn eine gewisse Größe erreicht hat, so beginnt sich über ihm wie bei anderen Säugetieren das Schmelzorgan in kleine Zellhaufen aufzulösen und zwischen seinen Trümmern dringt das vaskularisierte Bindegewebe gegen den Zahn vor. Am längsten bildet die Ameloblastenschicht und das Stratum intermedium eine Schutzmauer gegen das nach dem Zahn hin vordringende Bindegewebe. Wenn alle epithelialen Teile von den mesodermalen Zellen verdrängt sind, lagern diese schließlich direkt dem Schmelz auf, ohne Gefäße zu enthalten, da diese nach Abtragung des Schmelzorganes verschwunden sind. Hoffmann hat zwar die Ent-

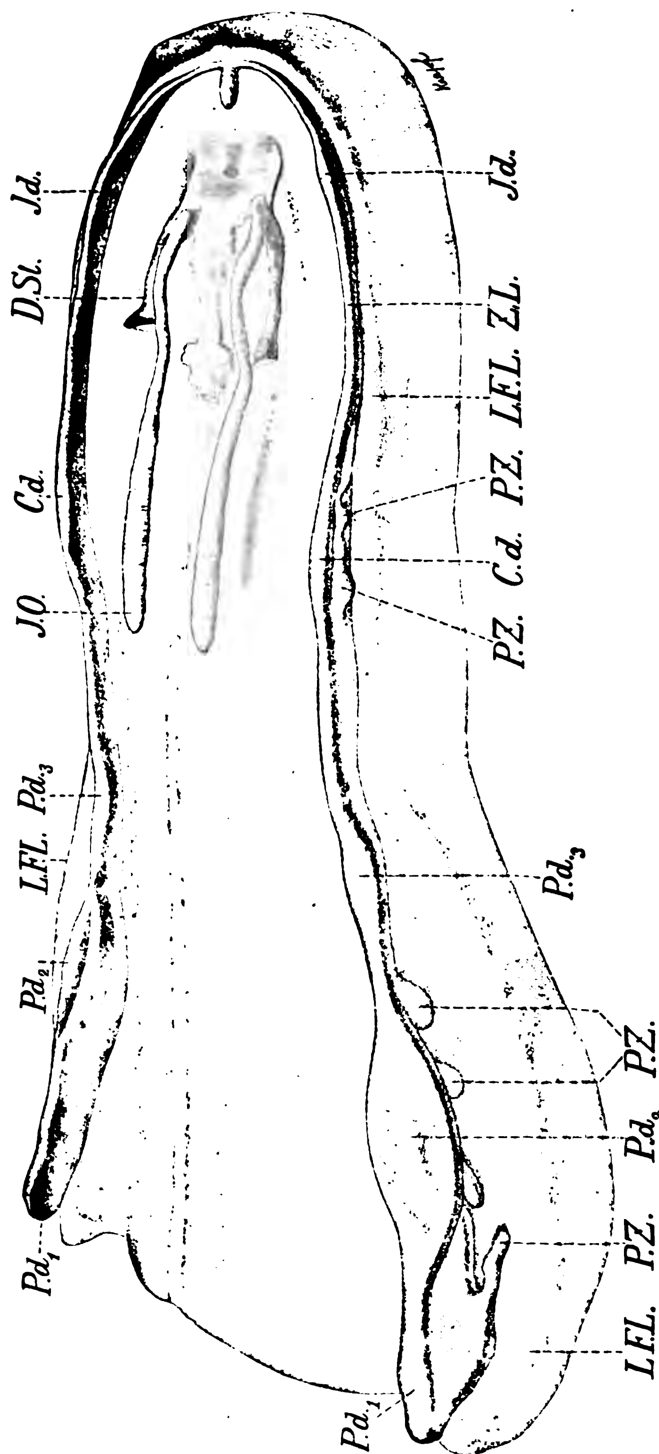


Fig. 255. Rindsembryo von $4^3/_4$ cm Körperlänge. *ZL* Zahnleiste. *LFL* Lippenfurchenleiste. *Id* rudimentäre Schneidezahnanlage. *Cd* rudimentäre Eckzahnanlage. Pd_1—Pd_3 Die Anlagen der Milchprämolaren. (Die Autoren zählen hier in umgekehrter Reihenfolge und unter Hinweglassung von Pd_1, der hier nicht einmal rudimentär auftritt). *PZ* rudimentäre prälakteale Zahnanlagen. *JO* Jacobson'sches Organ. *DSt* Ductus Stenonianus. Vergr. 25fach. Nach Röse und Bartels.

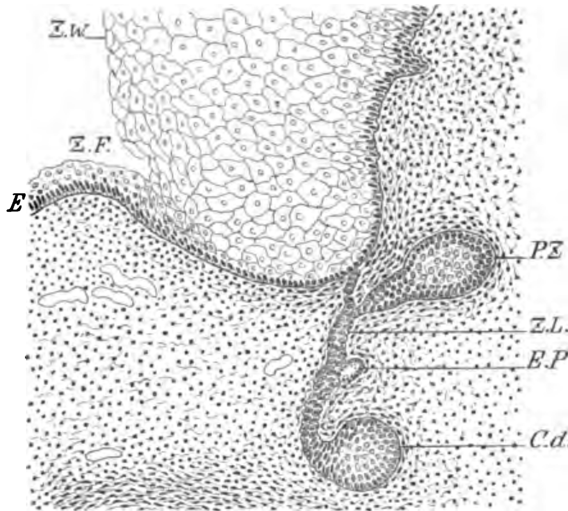


Fig. 256.

stehung des Kronencements selbst **nicht** beobachtet, **nimmt** aber an, daß er **nicht** in den dem Schmelz direkt anliegenden dichteren, sondern **in** den unter ihnen befindlichen lockeren Schichten abgesondert

Fig. 256. Rindsembryo von 10 cm Länge. Querschnitt durch die Eckzahngegend des Oberkiefers. *Cd* rudimentärer Milcheckzahn. *PZ* Prälakteale Zahnanlage. *ZL* Zahnleiste. *EP* Epithelperle. *ZF* Zahnfurche. *ZW* Zahnwall. *E* Kieferepithel. Vergr. 128. Nach RÖSE und BARTELS.

werde und zwar je mehr der Zahn aus seiner ursprünglichen Lage hervortrete. Jedenfalls komme es dabei nicht, wie LEGROS und MAGITOT angegeben, zu der Ausscheidung eines knorpeligen Zwischenstadiums.

Wenn das Milchgebiß beim Schaf ausgebildet ist, wächst die Zahnleiste hinter den Molaren weiter und bildet zunächst den ersten definitiven M_1. Ebenso bilden sich M_2 und M_3. Bei einem Schafsembryo von 20 cm Länge sah sodann HOFFMANN „eine geringe Ausbuchtung der Epithelscheide“ an der lingualen Seite der

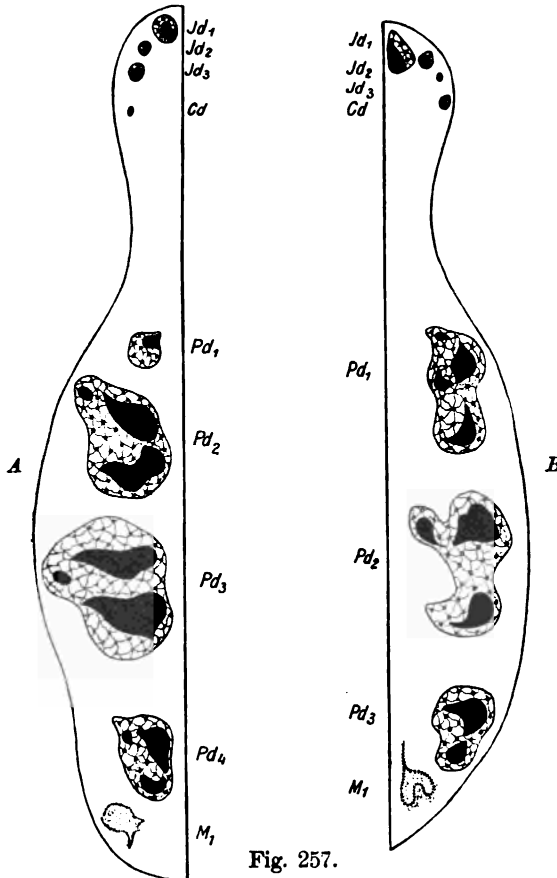


Fig. 257.

Fig. 257. Rekonstruktion der Kiefer von Tapirus americanus. *A* oberer linker. *B* unterer rechter. Das Netzwerk entspricht der Schmelzpulpa, das Schwarze dem Dentin. Nach GHIGI.

glockenförmigen Molaranlage, von der er annimmt, daß sie den Anfang zur Bildung einer rudimentären Ersatzleiste darstelle.

Auch die Zahnentwickelung des Rindes ist wiederholt studiert worden von v. KÖLLIKER (1864), HERTZ (1866), POUCHET et CHABRY (1884), PIETKIEWICZ (1877), PIANA (1878), TAEKER (1872), RÖSE und BARTELS (1896). Namentlich letztgenannten Autoren verdanken wir eine genaue Darstellung des Sachverhaltes, insbesondere auch der bei älteren Autoren nicht scharf gesonderten Entwickelungsvorgänge der Lippenfurchenleiste. Die erste Anlage der Zahnleiste erfolgt in der für die Säugetiere typischen Weise. „Die Lippenfurchenleiste spaltet sich im Bereiche des Zwischenkiefers und im vorderen Teile des Unterkiefers von der Zahnleiste ab. Im hinteren Teile beider Kiefer dagegen entwickelt sich die Lippenfurchenleiste völlig unabhängig und weit entfernt von der Zahnleiste" (RÖSE und BARTELS). Von diesen Verhältnissen sowie von den ersten Zahnanlagen des Rindes giebt ein Modell den besten Begriff, welches wir nebenstehend abbilden.

Besonders bemerkenswert erscheint es, daß RÖSE und BARTELS durch die Modellierung im stande waren, die früheren unklaren Anschauungen über die Lippenfurchenleiste zu beseitigen und auch im Gebiet der Vorderzähne des Oberkiefers außer dem C noch eine Anlage des I_3 nachzuweisen, deren geringe Anschwellung auf bloßen Schnitten nicht zum Ausdruck kommen kann. Der Arbeit derselben Autoren entnehmen wir Fig. 256, worin typisch abgebildet sind: ein rudimentärer Eckzahn, eine Epithelperle, wie solche durch Zerfall der Zahnleiste entstehen und eine deutliche prälakteale Zahnanlage.

Die Zahnentwickelung des amerikanischen Tapirs behandelte bisher GHIGI (1900) an Hand eines Embryo von 125 mm Länge. Dabei legte er besonderen Wert auf das Studium der Höckerentwickelung und gelangte zu dem Schluß, daß die einzelnen Höcker direkt oder indirekt im Zusammenhang mit der Basis des Haupthöckers stehen. Die Prämolaren bilden sich insofern in gleicher Weise, als zuerst der Protoconus, dann der Hypo- und der Paraconus und erst zuletzt von der Basis des Hypoconus aus der Metaconus entspringt. P_1 des Unterkiefers fehlt; sein Material ist in dasjenige von P_2 einbezogen worden. Das Diastema entsteht nicht durch den Ausfall einer größeren Prämolarenzahl, sondern durch Längenwachstum der Kiefer. Wir geben beifolgend die Figur aus GHIGI's Arbeit wieder, da sie in sehr zweckmäßiger Weise die Verhältnisse des beschriebenen Objektes abstrahiert.

Das Pferd erhält sein definitives Gebiß sehr langsam. Bei der Geburt besitzt das Füllen nur die I_1 in jedem Kiefer, welche erst bei $2^1/_2$ Jahren abgeworfen werden. Bekanntlich wird das Alter des Tieres nach dem Grade der Abkauung der Incisiven beurteilt. Für die näheren Einzelheiten hierüber muß auf die tierärztlichen Handbücher verwiesen werden. Frühere Entwickelungsstadien wurden von KLEVER (1889) untersucht. Die einzelnen Anlagen sind weit voneinander getrennt und in frühen Stadien erscheint eine solche, die möglicherweise einem Rudiment von Id_4 entspricht. KLEVER kommt auf Grund eingehender Vergleiche der ontogenetischen Entwickelung des Pferdegebisses mit der phylogenetischen der fossilen Vorläufer der Pferde zu einer Bestätigung der RÜTIMEYER'schen Theorie, daß das Milchgebiß der Ungulaten im ganzen bei den fortgeschritteneren Formen die Zustände der geologisch älteren rekapituliert.

Einige Angaben über Zahnleiste und Lippenfurchenleiste beim Pferdeembryo von 21 cm und bei einem Eselembryo von 16 cm finden sich bei Pouchet und Chabry (1884).

8. Proboscidier.

Eines der extrem specialisierten Gebisse besitzen die Proboscidier. Wie für den ganzen Stamm der Anschluß an die übrigen Huftiere noch sehr unsicher ist, so auch für das Gebiß. Sollte sich Moeritherium (Andrews) wirklich als Protoproboscidier behaupten lassen, so würde das ursprüngliche Gebiß bestehen aus $I\frac{1-3}{1-3}$ $C\frac{1}{0}$ $Pm\frac{2-4}{2-4}$ $M\frac{1-3}{1-3}$, wobei die Backzähne bunodont und quadrituberkulär sind. Das Endglied der Reihe würde etwa Elephas indicus repräsentieren mit $I\frac{1}{0}$ $C\frac{0}{0}$ $M\frac{3}{3}$, wobei die Backzähne multilophodont geworden sind und bis zu 27 Querjochen enthalten, die durch mächtige Cementmassen verbunden werden. Von diesen Backzähnen funktioniert nur je einer oder zwei, während noch bei der älteren Form Dinotherium, die bloß zwei- bis drei-jochige Zähne besitzt, in beiden Kiefern, deren noch je fünf gleichzeitig in Funktion sind. Entsprechend den Umwandlungen, die das fertige Gebiß von Elephas in seiner phylogenetischen Entwickelung erfahren hat, ist auch der ontogenetische Prozeß des Zahnwechsels in einschneidender Weise modifiziert.

Noch unbekannt sind die ersten Entwickelungszustände des Gebisses, sowie die Konfiguration der Zahnleiste auch in älteren Stadien. Abgesehen von der klassischen Arbeit John Corses (1799) haben uns paläontologische Untersuchungen über den Zusammenhang des phylogenetischen und ontogenetischen Prozesses aufgeklärt. Jüngere Entwickelungsstadien des Elefantengebisses untersuchte neuerdings auch Röse (1893 No. I). Dem Stoßzahn des Elefanten geht ein Milchstoßzahn voran, um im 2. Lebensjahre von dem nachdrängenden Ersatzzahn ausgetrieben zu werden. Beide bestehen aus einem centralen Dentinkegel, welcher an der Spitze von einem Schmelzmantel bedeckt ist. Der ganze Zahn ist sodann in Cement eingehüllt. Schmelz und Cement werden aber früh an der über die Mundscheimhaut hervorragenden Partie abgerieben. Der 1. Molar besteht aus 4 Zahnlamellen und beginnt 8—10 Tage nach der Geburt durchzubrechen. Der Durchbruch ist erst im 3. Monat beendet und diese Zähne funktionieren bis zum 2. Jahre. Im 2. Jahre treten die zwei aus 8—9 Lamellen bestehenden Molaren in Thätigkeit. Vom Ende des 2. Jahres bis zum Beginn des 6., der dritte mit 10—12 Lamellen und vom 6. bis 9. der vierte mit 15 Lamellen. Die drei ersten gelten als Milchmolaren, der vierte und die zwei ihm im 15. und 20. Jahre folgenden als Ersatzmolaren. Der Zahnwechsel geschieht so, daß die zuerst auftretenden Zähne allmählich abgekaut, in Trümmer zerfallen, die von den nachdrängenden folgenden Zähnen ausgestoßen werden; die neuen Zähne treten stets hinter den bestehenden auf, niemals unter ihnen und schieben ihre Vorgänger allmählich nach vorn. Dieser Zustand ist ein später Erwerb, denn noch bei Dinotherium fand ein Zahnwechsel in der Form statt, daß die zwei hinteren Milchmolaren durch unter ihnen keimende Prämolaren ersetzt werden. Die für die Elefanten charakteristische Abänderung der Zahnentwickelung besteht also einmal darin, daß der Zahnwechsel zu einem das ganze Leben hindurch andauernden Prozeß wird, begleitet auch von den Folgen dieser Verzögerung (Cement-

absonderung, offene Pulpen), sodann darin, daß innerhalb des Kiefers die Richtung des Zahnersatzes geändert und dauernd axial wird, endlich darin, daß die Dentitionen und die Grenzen zwischen ihren Produkten verwischt werden.

9. Sirenier.

Ueber die Entwickelung des Sirenengebisses finden sich in der vergleichend-anatomischen Litteratur mehrfache Mitteilungen. Neuerdings hat diese Säugetiergruppe erhöhte theoretische Bedeutung gewonnen infolge der eigentümlichen Entwickelung ihres Gebisses, worüber uns eine auf breitester Basis aufbauende Abhandlung von Kükenthal (1896 u. 1897) unterrichtet.

Der Tierstamm, womit wir es hier zu thun haben, hat eine sehr verschiedenartige Beurteilung erfahren. Es ist daher der Betrachtung seines Gebisses die Bemerkung vorauszuschicken, daß wir in ihm mit Owen eine Abzweigung erblicken, die zu Beginn der Tertiärzeit sich vom Hauptstamme der Ungulaten abgelöst und dem Leben im Wasser angepaßt hat. Dementsprechend ist auch das Gebiß als ein modifiziertes Ungulatengebiß anzusehen, das eine ganz selbständige Entwickelungsbahn eingeschlagen hat.

Das Gebiß der Gattung Manatus besteht in erwachsenem Zustande ausschließlich aus Molaren, die unter sich gleich sind und deren man in beiden Kiefern 8—10 zählt. Nach Krauss (1858 u. 1862) findet eine unbegrenzte Vermehrung dieser Backzähne vom hinteren Ende jeder Reihe her statt: der vorderste Zahn wird allmählich verdrängt, die ganze Reihe befindet sich in einer beständigen Bewegung von hinten nach vorn. Von den übrigen Zähnen ist nichts erhalten geblieben als Alveolen, in denen Zahnanlagen sich rudimentär ausgebildet haben, später aber verloren gegangen sind (Blainville, Stannius). Kükenthal fand nun zunächst bei einem Embryo von M. latirostris von 13,6 cm Länge im Oberkiefer Epithelwucherungen, die er als prälakteale Zahnleiste deutet. Hinter ihr liegt eine Zahnanlage (I_1) die auf dem kappenförmigen Stadium getroffen wird; eine zweite kleinere (I_2) zweigt direkt vom Mundhöhlenepithel ab; ebenso eine kleine, welche I_3 entspricht. Von da an bis zur Region der Backzähne ist nun weiterhin nichts mehr zu sehen. Ganz ähnliche Verhältnisse finden sich im Unterkiefer: eine prälakteale Leiste, drei Anlagen von Schneidezähnen. Aber hier ist die Zahnleiste nicht wie im Oberkiefer bis zu den Molaren unterbrochen. Sie zieht vielmehr als schmaler Strang unter dem Mundhöhlenepithel fort, um alsbald wieder eine stärkere Zahnanlage zu produzieren, die dem Eckzahn entspricht. Hierauf folgen drei Anlagen rudimentärer Art, die Kükenthal als Prämolaren deutet. Es stehen diese embryologischen Thatsachen in bestem Einklange mit den Erfahrungen der Palaeontologie, woher wir bekanntlich Formen kennen, die noch deutliche Incisivenpaare besitzen (Halitherium) oder gar ein vollständiges, auch an Prämolaren noch reicheres Gebiß (Prorastomus). Im Oberkiefer folgen auf eine längere zahnlose Strecke die Backzahnanlagen. Die erste derselben ist noch wenig weit entwickelt und überschreitet noch nicht das kappenförmige Stadium. An der zweiten hat sich eine große Schmelzpulpa gebildet. An ihr machen sich verschiedene Auswüchse geltend, der eine liegt ihr labialwärts auf und steht in mehr oder weniger lockerer Verbindung mit dem labialen

Mundepithel; er ist die prälakteale Zahnanlage, welche mit der erfolgreicheren der ersten Dentition verschmolzen ist. Aber auch die linguale Wand der Schmelzpulpa weist einen Auswuchs auf. Dieser Auswuchs ist die Anlage einer weiteren Dentition und zwar mindestens einer. KÜKENTHAL nimmt infolgedessen an, daß in das Bildungsgewebe eines Backzahns mindestens drei Dentitionen einbezogen werden. Auf diese Weise werden sowohl im Oberkiefer als im Unterkiefer drei Backzähne gebildet. Für das Milchgebiß von Manatus ergiebt sich somit die Formel $\frac{3.0.0.3}{3.1.3.3}$. Eine Reduktion der Zahnanlagen im vorderen Kieferabschnitt scheint aber sehr bald vor sich zu gehen, denn schon beim Embryo von 29 cm sind nicht mehr alle diese Anlagen zu erkennen. Dagegen hat die Verschmelzung der prälakteale, der 1. und der 2. wirklichen Zahngeneration Fortschritte gemacht und an Molaren sind vier zu zählen. Fünf derselben zeigt ein Embryo von 63,3 cm. Beim neugeborenen Manatus senegalensis sind bereits drei Backzähne durchgebrochen, während noch ein Oberkieferschneidezahn erhalten ist.

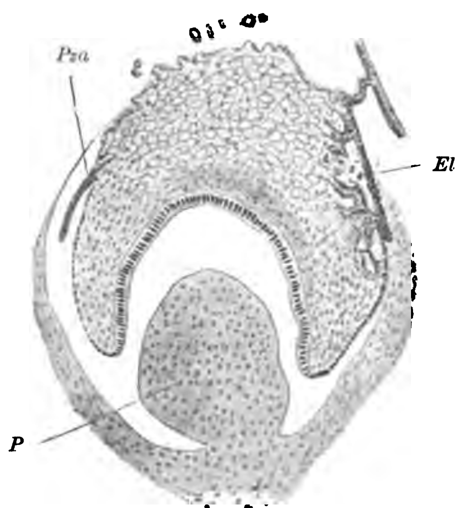


Fig. 258. Frontalschnitt durch den zweiten Backzahn des Unterkiefers von Manatus senegalensis, Embryo von 13,6 cm. *P* Pulpa. *Pza* Anlage der prälaktealen Zahnleiste. *El* Ersatzzahnleiste, welche mit der Anlage der ersten Dentition verschmilzt. Vergr. 40. Nach KÜKENTHAL.

Auf die Befunde KÜKENTHAL's an Halicore brauchen wir hier nicht weiter einzugehen, da sie wesentlich für die Stammesgeschichte der Sirenen in Betracht kommen; doch verdient noch eine embryologische Thatsache der Erwähnung. Er beobachtete nämlich, daß vor dem Durchbruch, wo von Abnutzung der Backzähne nicht die Rede sein kann, an den Backzahnhöckern glatte Flächen auftreten. Gleichzeitig sollen Kapillaren der Blutgefäße in die Nähe dieser Flächen vordringen und die Annahme eines Resorptionsprozesses wahrscheinlich machen.

Diesem Bilde von der eigentümlichen Entwickelung des Sirenengebisses sind noch einige vergleichend-anatomische Streiflichter aufzusetzen. Einmal verdient Beachtung, daß schon bei Halicore die Zahl der Molaren $\frac{5-6}{4-5}$ beträgt und daß ein Incisiv bei dieser Gattung als kleiner Stoßzahn ausgebildet wird, während bei Halitherium ein großer I_2 als Stoßzahn bestehen bleibt. Dieses sind ohne Zweifel primitivere Zustände des Gesamtgebisses als bei Manatus. An der Basis des Stammes treffen wir Prorastomus sirenoides aus dem Eocän von Jamaica mit der Zahnformel $\frac{3.1.5.3}{3.1.5.3}$ und Zahnfor-

men, die mehr an primitive Huftiere erinnern, als die irgend einer späteren Sirene. Aber auch über die bei Manatus bekannte Modifikation des Gebisses hinaus ist das Stadium völliger Zahnlosigkeit erreicht worden von Rhytina Stelleri, dem im 18. Jahrhundert im Behringsmeer entdeckten und ausgerotteten Borkentier.

10. Nager.

Diese artenreichste Säugetiergruppe besitzt gegenüber allen anderen Ordnungen in ihrem Gebiß ein Unterscheidungsmerkmal, das nie versagt. Innerhalb der Nager selbst liefern zwar die Einzelheiten der Molarenkonfiguration wichtige Kriterien für Gattungen und Familien. Dagegen erfährt der Gesamtbestand des Gebisses nur wenig Abänderungen. Die reichlichste Bezahnung besitzen die Leporiden mit $I\frac{2}{1}\ C\frac{0}{0}\ P\frac{3}{2}\ M\frac{3}{3}$ das andere Extrem vertreten etwa die Gattungen Hydromys und Rhynchomys mit $I\frac{1}{1}\ C\frac{0}{0}\ P\frac{0}{0}\ M\frac{2}{2}$; bei letzterer erscheint sogar der zweite Molar bereits als unbedeutendes Rudiment. Zwischen beide Extreme reihen sich die Sciuromorphen, bei denen stets mindestens ein Prämolar in jedem Kiefer zu finden ist, oft sogar zwei im Oberkiefer, die Hystricomorphen, welche einen Prämolaren besitzen können und manche Myomorphen mit noch drei Molaren. Die Incisiven sind auf vier permanent wachsende bogenförmige Zähne von einseitigster Spezialisierung beschränkt, die auch durch ihre Ausbildung die gesamte vordere Kiefergegend verändert haben. Nur bei Hasen findet sich im Oberkiefer ein rudimentäres zweites Paar. Die Caninen fehlen durchweg, die Prämolaren sind aufs äußerste reduziert. In seiner primitivsten Form ist der Backzahn quadrituberculär bunodont, mit Wurzeln versehen; bei den spezialisierteren vollständig dem Backzahn der Elefanten ähnlich (Capybara) oder überhaupt aufs äußerste reduziert (Hydromyinae) mit ovaler Kaufläche versehen (vergl. Schlosser, F. Major, Tullberg etc.). Die Entwickelungsgeschichte des Nagergebisses ist ein viel kultiviertes Gebiet. Von älteren Autoren waren es Raschkow (1835), A. Retzius (1837), Owen (1845), Erdl (1843), Kölliker (1864), Wenzel (1868), Huxley (1880). Namentlich wurden Rötter (1889) zufolge, die Untersuchungen Wenzel's wesentlich nur durch solche, welche mit besserer Technik und an ausgedehnteren Material unternommen wurden, ergänzt. Von neueren Autoren sind zu nennen: Pouchet und Chabry (1884), Rötter (1889), B. Sachse (1894), W. Mahn (1890), Freund (1892), M. Woodward (1892 u. 1899) und Adloff (1898).

Der Uebersichtlichkeit wegen ist hier dreierlei auseinander zu halten: 1. die Entwickelung der Schneidezähne und die bei ihr speciell vorkommenden Modifikationen typischer Zahnentwickelung, 2. die Entwickelung der Molaren und 3. die Entwickelung des Gesamtgebisses im Verhältnis zu seiner Stammesgeschichte und zur Ontogenie seines Trägers.

Seit A. Retzius (1837) auf Grund von pathologischen Fällen das Dauerwachstum der Nagerzähne lehrte, haben die Histologen und Embryologen dieser Erscheinung besonders bei den Incisiven der Nager mehrfach ihre Aufmerksamkeit geschenkt. Die naive Beobachtung ist hierbei vielfach durch Theorien beeinflußt worden, so einmal durch diejenige Baume's vom Scheindiphyodontismus der Säugetiere, welche insbesondere von Fleischmann und seinen Schülern nachdrücklich und erfolgreich bekämpft wurde und fernerhin durch die

ganz unfruchtbare Frage, welche v. Brunn (1887) aufwarf, ob das formbildende Element des Zahnes im Schmelzorgan oder in der Mesodermpapille zu suchen sei. An einem Kaninchenembryo von 5 mm fand Freund im Oberkiefer eine kontinuierlich fortlaufende Zahnleiste, während sie im Unterkiefer im Gebiet des Diastema bereits unterbrochen war. In ihren ersten Stadien nun entstehen die Anlagen der Incisiven genau so, wie bei anderen Säugetieren. „Allmählich verändert sich das Bild; wir sehen, daß sich die eine Seite des glockenförmigen Schmelzorganes anders auszubilden beginnt, wie die andere, wir sehen die eine Seite Zellenbestand und Form vollständig verändern, während die andere Seite in ihrer Entwickelung mehr auf dem embryonalen Standpunkte bleibt“ (Sachse). Da nur die labialen Flächen der Schneidezähne mit Schmelz bedeckt werden, entwickelt sich auch nur hier eine Ameloblastenschicht, hinter welcher denn auch ein ziemlich mächtiges Stratum intermedium zur Entfaltung gelangt. In Zusammenhang mit der raschen Streckung des sich entwickelnden Schneidezahns erfährt die Schmelzpulpa nicht ihre typische gallertartige Ausbildung, sondern bleibt kurze Zeit auf einem weniger differenzierten Zustande stehen, um an der labialen Seite bald unter Auflösung des äußeren Schmelzepithels zu Grunde zu gehen (Rötter, Sachse). Der histologisch embryonale Zustand wird an der Basis des Zahnes zeitlebens beibehalten, während die Spitze ihrer Bestimmung gemäß durchbricht und sich abnutzt. Auf der nicht Schmelz bildenden oralen Seite hat sich noch bis zum achttägigen Stadium der Maus die Epithelscheide als eine dünne, an ihrem basalen Ende etwas anschwellende Membran erhalten, welche aus zwei, basal drei Schichten abgeplatteter Zellen besteht. An der Basis bleibt sie auch, so gut wie die Ameloblastenschicht, zeitlebens bestehen. Von dem später den Dentinmantel ausfüllenden Porodentin wissen wir nur, daß es in unregelmäßigen an Trabeculin erinnernden Massen schon früh abgelagert wird. Eine bestimmte Richtung scheint an ihm erst später aufzutreten.

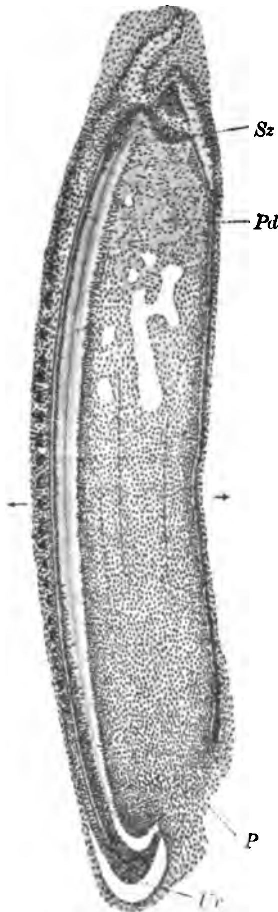


Fig. 259. Längsschnitt durch den Unterkiefer einer neugeborenen Maus. An der Stelle der Pfeile ist ein Stück ausgelassen. *P* Pulpa. *Pd* Porodentin der Zahnspitze. *Sz* Zellen des Schmelzorgans. *Ur* Umschlagsrand des Schmelzorgans an der Basis des Zahns. Schwach vergr. Nach Sachse.

Die erste Anlage der Molaren erfolgt nach Mahn (1890) bei der Hausmaus genau so, wie sie für die wurzeltragenden Zähne anderer Säugetiere beschrieben wurde. M_3 wird verhältnismäßig spät, erst nach der Geburt angelegt. Bei einer 16 Tage alten Maus hat M_1

sein Wurzelwachstum vollendet und bricht durch, während M_3 noch wurzellos ist. Die Wurzeln werden ohne Beteiligung des Ektoderms ausgebildet. Nach Hensel besitzen die Spitzen der Zahnhöcker noch nicht durchgebrochener Zähne keinen Schmelz. Dementsprechend beobachtete Mahn daß auch an diesen Stellen die unterste Ektodermschicht nicht zu Ameloblasten werden, sondern ihre einfache kubische Form beibehalten. Bei den permanent wachsenden Molaren von Arvicola bildet sich im Gegensatz zu dem Verhalten an den Incisiven aller Nager ein vollkommen ausgebildetes Gallertgewebe aus. In ähnlicher Weise, wie dies für Huftiere beschrieben wurde, entstehen auch bei den Nagern Cementbänder, welche in der Wachstumsrichtung des Backzahns verlaufen.

Delalande entdeckte den hinfälligen Milchincisiven der Hasen. Huxley (1880) beschrieb nach ihm Rudimentärzähnchen in beiden Kiefern des Kaninchens und deutet sie ebenfalls als Vorgänger der Nagezähne. Dies wurde von Pouchet und Chabry bestätigt und von Freund auch an anderen Nagern nachgewiesen. Auf breiteren Materialien fußt aber erst die Untersuchung von Adloff (1898), welche sich über eine große Zahl von verschiedenen Stadien verschiedener Nagergattungen erstreckt. Der Zahnwechsel ist mit Ausnahme der Lagomorphen, die außerdem noch den kleinen rudimentären Schneidezahn wechseln, auf die Prämolaren beschränkt, welche bei einem Teil der Nager schon intrauterin gewechselt werden. Bei den Sciuromorphen, wo wir noch dem vollständigsten Gebiß begegnen, fand Adloff noch folgende Zähne teils embryonal angelegt, teils ausgebildet:

$$\frac{\left.\begin{array}{ccccccc} Id_1 & - & Id_3 & Cd & Pd_1 & Pd_2 & Pd_3 \\ - & I_2 & - & - & - & P_2 & P_3 \end{array}\right\} M_1 \; M_2 \; M_3}{\left.\begin{array}{ccccccc} - & I_2 & - & - & - & - & P_3 \\ Id_1 & Id_2 & - & Cd & - & Pd_2 & Pd_3 \end{array}\right\} M_1 \; M_2 \; M_3}$$

während bei Cavia nur Spuren eines I_1 im Unterkiefer und bei Muriden nur in einem Falle ein verloren gegangener I_1 im Unterkiefer und I_3 im Oberkiefer zur Beobachtung kam. Bei diesen beiden Gruppen fand er auch die Zahnleiste in beiden Kiefern im Bereiche des Diastema verschwunden und auch bei Lagomorphen außer dem Id_1 keine Spur einer reicheren Bezahnung. Außerdem fand Adloff sogar bei Nagern trotz ihrer großen Entfernung vom Säugetiertypus noch prälacteale und postpermanente Zahnanlagen. Bei Pd_3 der Sciuromorphen konnte er beobachten, wie die prälakteale Anlage mit der Milchzahnanlage verschmilzt.

11. Edentaten.

Als Edentaten faßt man eine Gruppe von Säugetierfamilien zusammen, die durch Abwesenheit von Schneidezähnen im erwachsenen Zustande ihrer lebenden Repräsentanten gemeinsam charakterisiert sind. Nach Flower ist es höchst wahrscheinlich, daß sie keine natürliche Gruppe bilden, sondern aus mindestens zwei heterogenen Zweigen gebildet werden, die unabhängig von einander die gemeinsamen Merkmale erworben haben.

Wir begegnen bei den Edentaten dem Gebiß in mannigfaltigen Stadien der Rückbildung. Wie weit die verschiedenen Formen unter sich gemeinsame Bahnen durchlaufen haben, ist kaum zu entscheiden. Ein Symptom der Rückbildung ist es auch, daß in dieser Gruppe die eigentliche Domäne ist für Zähne mit permanentem Wachstum, für Poro-

dentinstruktur, für Homodontie (sekundäre Gleichartigkeit) und für Prismenform wurzelloser und schmelzloser, mit Cement bedeckter Einzelzähne.

Am meisten Anschluß an das typische diphyodonte Säugetiergebiß zeigt dasjenige von Orycteropus. Hier sind in jedem Kiefer fünf prismatische Zähne, von denen der erste, zweite und fünfte kleiner sind als die mittleren. Diesem Gebiß geht bei O. afer von 14—18 Zoll Länge nach O. Thomas (1890†) ein Milchgebiß voraus. Ebensowenig wie im definitiven Gebiß finden sich zwar in ihm Zähne des Zwischenkiefers oder des entsprechenden Unterkieferabschnittes, dahinter aber zählt Thomas im Oberkiefer sieben verkalkte rudimentäre Zähnchen des Milchgebisses, die unter sich sehr verschieden sind. Das drittletzte und das letzte übertreffen die anderen an Größe bei weitem und sind vielleicht als Prämolaren der Ersatzdentition zu deuten, die ebenso wie das Milchgebiß frühzeitig ausfallen. Im Unterkiefer sind die Ersatzzahnanlagen weiter fortgeschritten, man erkennt deren vier; vor, resp. über ihnen sind vier unverkennbare Rudimente von Milchzähnen, deren hinterster deutlich zweiwurzlig ist. Orycteropus ist somit der Vertreter einer Edentatenfamilie, welche ein heterodontes Milchgebiß und ein homodontes Ersatzgebiß besitzt, welche das typische Säugetiermilchgebiß frühzeitig auswirft und ein typisches Edentatenersatzgebiß produziert. Ob die Milchzähne auch aus Porodentin bestehen oder vielleicht noch typische Dentinstruktur aufweisen, ist nicht untersucht worden.

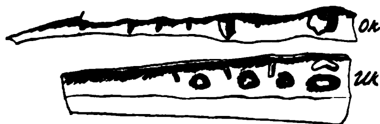


Fig. 260. Milch- und Ersatzgebiß von Orycteropus afer 3fach vergr. Nach O. Thomas.

Wenn es sonach kaum zweifelhaft ist, daß das Gebiß von Orycteropus aus dem typischen Säugetiergebiß hervorgegangen ist, so wird es vollends durch fossile Uebergangsformen zwischen Edentaten und anderen Säugetieren herbivoren Charakters wahrscheinlich gemacht.

Ein weiterer Grad der Gebißreduktion kommt den Gürteltieren zu. Hier kann noch wie bei Tatusia ein Prämaxillarzahn dauernd erhalten sein, oder wie bei Dasypus mehrere rudimentäre Zähne des Oberkiefers, die niemals durchbrechen. Alle Dasypodiden sind zwar homodont, doch findet auch bei ihnen noch Zahnwechsel statt und zwar bei Tatusia, wo mit Ausnahme der beiden letzten alle Zähne ersetzt werden, wie von Rapp bis Tomes eine Reihe von Forschern dargethan hat. Nach Kükenthal (1897) sind auch bei Dasypus villosus beide Dentitionen angelegt. Schon Tomes (1874) wies ein Schmelzorgan nach, dessen innerste Zellen nach Leche (1895) bei Tatusia sogar die typische Ameloblastenschicht bilden. Nach diesem Autor werden auch bei Tatusia mehr Zahnanlagen (bis 15) beim Embryo gebildet, als zur Ausbildung gelangen. Schmelz wird nicht produziert. Die Zahnleiste hat ihren Zusammenhang mit dem Mundhöhlenepithel aufgegeben, was bei entsprechenden Stadien typischer Säugetiere nicht der Fall ist. Beide Dentitionen sind ursprünglich heterodont, da die beiden vordersten Zähne einspitzig, die hinteren zweispitzig sind.

Röse (1892, No. III u. IV) beobachtete lingualwärts von den rudimentären Zahnanlagen eine kolbig verdickte Schmelzleiste. Danach gehören jene Rudimente der ersten Dentition an.

An die Gürteltiere schließen sich wohl am besten die Faultiere mit ihrem Gebiß und dessen Entwickelung an. Wenn wir von den fossilen Formen Argentiniens absehen, welche nach Ameghino noch vollständige Gebisse besaßen, sind die heutigen Gattungen Bradypus und Choloepus in Bezug auf ihr Zahnsystem einander sehr ähnlich und sehr vereinfacht. Sie besitzen $\frac{5}{4}$ Molaren von säulenförmiger Gestalt und mit permanentem Wachstum. Die Entwickelung dieses, ebenfalls leicht heterodonten Gebisses ist vielfach Gegenstand von Untersuchungen gewesen, auch wurden allgemeine Schlußfolgerungen an sie angeknüpft, deren Tragweite überschätzt worden ist. Pouchet und Chabry (1884) beobachteten an Bradypus, daß ein Schmelzorgan zur Ausbildung gelangt, welches einer Schmelzpulpa entbehre, nie Schmelz produziere und frühzeitig zurückgebildet werde. Das Schmelzorgan ist aber nach Ballowitz (1890), der es zuerst in vollem Umfange beschrieb, nicht nur ein embryonales Gebilde; ein Abschnitt desselben erhält sich zeitlebens und bleibt an den für das Wachstum der Zahnsubstanz charakteristischen Stellen. Die Rückbildung tritt ein, sobald die ersten Dentinanlagen abgesondert sind. Nach v. Brunn (1886 und 1887) wuchert sogar sein unterer Rand weiter, erst nachdem die Dentinbildung bis zu unterst fortgeschritten ist, verschwindet die Epithelscheide.

Aus dieser Dauerhaftigkeit ist die Auffassung entstanden, als ob das Schmelzorgan für die Ausbildung der Zahnform einen Grund enthalte; v. Brunn suchte damit die Ansicht zu begründen, daß die Schmelzbildung nicht die primäre Aufgabe des Schmelzorgans sein könne. Diese sei vielmehr „die formenbildende, das Wachstum des Zahnes regulierende“ und somit sei das Schmelzorgan gewissermaßen die Matrize für die später vom Mesoderm entstehende Dentinmasse. Diese Hypothese ist in allgemeiner Form erweitert worden zu der Streitfrage, ob das Schmelzorgan das „formbildende Element“ für den Zahn sei, oder die Cutispapille (s. p. 442 oben). In dieser Form paßte sie auch in das noch allgemeinere Frageschema, das für so viele andere Fälle aufgeworfen wurde: Ektoderm oder Mesoderm? Welches von beiden ist das bestimmende und enthält somit die Ursache für die Entwickelung eines Organisationsverhältnisses? So gestellt ist aber sowohl die speziell odontologische Frage als die allgemein embryologische sicher unrichtig. Nur auf zwei Bedingungen läßt sich ein solcher Zustand zurückführen. Entweder auf die Einflüsse der Außenwelt, in diesem Falle die Nahrung, auf welche ein bestimmtes Organisationsverhältnis bezogen werden kann, oder auf die genetische Basis, welche uns doch nur das eine besagt, daß der Urzustand aller hierher gehörenden Hartgebilde auf dem Zusammenwirken beider Keimblätter zu Absonderung eines einheitlichen Ausscheidungsproduktes beruht.

Leche (1895) erweiterte beträchtlich unsere Kenntnis von der Entwickelung des Bradypusgebisses. Nach ihm besitzt das Schmelzorgan kein Sternzellengewebe, sondern höchstens Zellen vom Entwickelungsgrad des Stratum intermedium, auch bleibt die Ameloblastenschicht auf dem Stadium eines kubischen Epithels zurück. Der Oberkiefer von Bradypus enthält sechs Zahnanlagen, wovon jedoch nur fünf zur Ausbildung gelangen. Besonders wichtig ist Leche's Entdeckung, daß labial vom zweiten Zahn, also dem ersten persistierenden, eine kurze, kegelförmige, verkalkte Zahnanlage auftritt, die Leche als letzten Rest einer ersten Dentition bei den Faultieren auffaßt, wo-

durch sich diese Formen einigermaßen an die Orycteropodiden und Dasypodiden im Entwickelungsgrad ihres Gebisses anschließen. Sämtliche Zähne durchbrechen das Zahnfleisch vor der Geburt.

Während von den im erwachsenen Zustande vollkommen zahnlosen Maniden und Myrmecophagiden lange keinerlei Spuren der Gebißentwickelung bekannt waren, ist es Röse (1892) gelungen, an M. Weber's Präparaten von Manisföten (7,6—9 cm) rudimentäre Zahnanlagen in Form eines kolbig angeschwollenen Teiles der gemeinsamen Zahnleiste nachzuweisen. Für einen Embryo von Cyclothurus (20 cm) giebt derselbe Autor an, es sei an der Stelle der Zahnleiste eine Reihe hoher Papillen auf der Mundschleimhaut gewesen, die möglicherweise als Rückbildungsprodukte einer Zahnleiste zu betrachten seien.

12. Monotremen.

Das erwachsene Schnabeltier besitzt acht Hornplatten, zwei in jedem Kiefer. Aus Gründen phylogenetischer Natur nahm schon Huxley (1880) an, daß auch dieses Säugetier zuerst Zähne gehabt hat und erst später der Zahnlosigkeit verfallen sein müsse.

E. B. Poulton (1889) war so glücklich, an Schnitten aus W. K. Parker's Sammlung die Zähne von Ornithorhynchus zu ent-

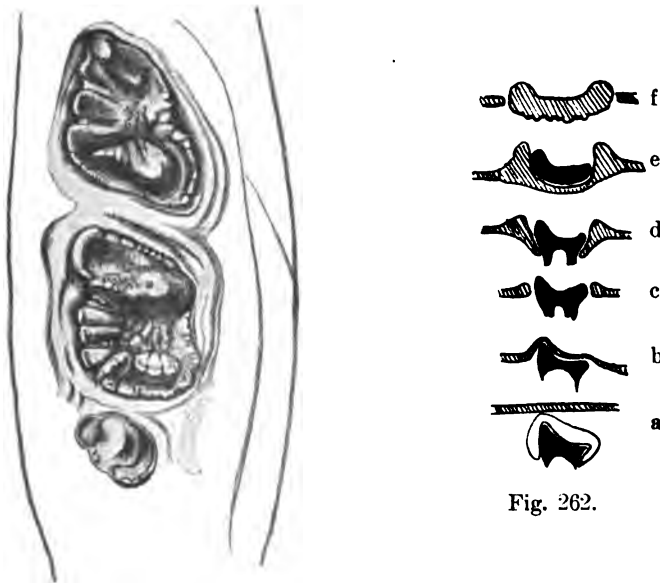


Fig. 262.

Fig. 261.

Fig. 261. Rechter Unterkiefer eines Schnabeltieres von 316 mm, von oben betrachtet. Die drei vorderen Zähne in völlig ausgebildetem aber noch nicht abgekautem Zustand; 5fach vergr. Nach Stewart.

Fig. 262. Schematische Darstellung des Entwickelungsganges eines Zahnes von Ornithorhynchus. *a* Der Zahn noch vom Schmelzorgan bedeckt, hat die Mundschleimhaut noch nicht erreicht. *b* Der Zahn unmittelbar vor Durchbruch. *c* Der Zahn ist durchgebrochen. *d* Die Ränder der Mundschleimhaut verhornen. *e* Die Hornplatte hat sich gebildet und enthält den abgekauten Zahn. *f* Der Zahn ist entfernt, die Hornplatte trennt sich von der Umgebung. Nach O. Thomas und Poulton.

decken. Er gab die erste ausführliche Beschreibung, an welche sich eine lebhafte Diskussion ausschließlich englischer Forscher schloß. Der Sachverhalt, soweit er für unseren Zweck in Betracht kommt, ist folgender:

An derselben Stelle, wo in den Kiefern des erwachsenen Schnabeltieres Hornplatten dem Knochen leicht aufsitzen, erheben sich bei einer Länge des Jungen von 31 cm Zähne, und zwar je zwei breite größere, deren man also insgesamt acht zählt. Im Oberkiefer liegt vor ihnen ein winziges Zahnrudiment, im Unterkiefer ein dritter kleinerer Zahn und an seinem Innenrande das Rudiment eines vierten, winzigen, in unserer Figur nicht abgebildeten Zahnes. Diesen Zustand des Gebisses giebt wenigstens für den rechten Unterkiefer unsere nach STEWART's (1892) Abbildung kopierte Figur und nach TOMES gilt dies auch für ihre Dentinstruktur. Sie veranschaulicht aber nicht nur den Zustand des Gebisses von Ornithorhynchus, sondern sie läßt uns die Einzelheiten von Zähnen, die in voller Degeneration begriffen sind, erkennen. Die Krone, welche mit Schmelz überzogen ist, besitzt eine in die Breite ausgedehnte Kaufläche. Die Anordnung ihrer Höcker ist völlig unregelmäßig und läßt sich daher kaum auf einen bei anderen Säugern bekannten Typus zurückführen. Zwei Höcker dominieren den Innenrand des Oberkiefers, zwei den Außenrand des Unterkiefers. Unter ihr hat man sich einen ziemlich stark eingeschnürten Zahnhals vorzustellen und unregelmäßige schwache Wurzeln. Die Zähne liegen gleichsam eingepreßt in die bereits in Verhornung begriffene Mundschleimhaut. Nur während kurzer Zeit beharrt das Gebiß des Schnabeltieres auf dieser Höhe seiner Vollkommenheit. Rasch werden die Zähne abgekaut und ihre Reste ausgeworfen. Unterdessen hat sich unter ihnen eine Hornplatte gebildet, welche in die Lücke tritt, die durch Ausfallen des Zahnes entsteht.

Gehen wir nun auf frühere Stadien zurück, wie sie namentlich POULTON an einem Exemplar von 8,3 cm beschrieben hat, so zeigt es sich, daß diese Zähne, und das gilt auch für den rudimentären vierten des Unterkiefers, alle histologischen Differenzierungen eines echten Säugetierzahnes durchmachen. Pulpa, Odontoblasten, Dentin, Schmelz, Ameloblasten, Stratum intermedium und Sternzellengewebe sind nachgewiesen und lassen keinen Zweifel daran aufkommen, daß wir es hier mit einem ursprünglich vollkommenen Gebiß zu thun haben. Eine genauere Beschreibung der Zahnleiste und ihrer verschiedenen Verwandlungen steht noch aus. Unsere Figur 262 soll in schematischer Weise das Verhalten eines der acht größeren Zähne zur Kieferschleimhaut veranschaulichen. Vergl. auch O. THOMAS (1890).

Von Echidna sind bisher keine Zahnanlagen bekannt.

13. Marsupialia.

Die Entwickelungsgeschichte des Beuteltiergebisses ist im letzten Decennium besonders ausgiebig studiert worden und im Mittelpunkt der Diskussionen über die Dentitionenfrage gewesen. Während man früher geneigt war, im Gebiß der Marsupialier besondere primitive Charaktere zu suchen, hat allmählich mehr die Ansicht an Boden gewonnen, daß hier vielmehr sekundäre, auf Anpassung beruhende Zustände vorliegen und daß daher auch die Entwickelung des Marsupialiergebisses entsprechend zu beurteilen sei. Die Thatsachen, die für eine solche Beurteilung in Betracht kommen, sind:

1) Bei carnivoren Beuteltieren existiert eine rudimentäre Placenta (Wilson und Hill).

2) Bei den Sparassodontiden und Abderitiden des Tertiärs von Patagonien wurden mehrere Zähne gewechselt (Ameghino).

3) Caenolestes stellt eine neue südamerikanische Beuteltierfamilie dar, welche von den Dasyuriden abzweigend, den oben genannten patagonischen fossilen Familien nahekommt (O. Thomas 1895).

4) Bei Phascolomys ist deutlich eine doppelte Dentition nachzuweisen (Röse 1893 II).

Aus alledem geht hervor, daß die Eigentümlichkeiten der Beuteltierorganisation nicht durchweg nach dem Verhalten des Genitalsystems zu taxieren sind, ja, daß sogar dieses seinen gegenwärtigen Zustand erst auf Umwegen durch placentale Vorstufen erreicht hat, daß mithin auch andere Organsysteme, insbesondere das Gebiß, sehr erheblich modifiziert sein können.

Die Entwickelungsgeschichte des Beuteltiergebisses ist, wenn wir von den älteren Autoren, wie Owen (1845) und Flower (1867) absehen, namentlich von O. Thomas (1887, 1888, 1892), Kükenthal (1892, 1893, 1895), Röse (1892 I u. V, 1893 II), Leche (1892, 1893, 1895), M. F. Woodward (1893, 1896), Wilson und Hill (1897), Dependorf (1898), A. Carlson (1899) bereichert worden; dazu kommt, daß die meisten Autoren, die in derselben Periode das Säugetiergebiß besprachen, auch sich über die eigenartigen Zustände bei den Marsupialiern äußerten. Ein befriedigender Abschluß dieses Forschungsgebietes ist trotz alledem noch nicht erzielt. Denn einmal fehlt es noch vielfach an den für den Entscheid prinzipieller Fragen geigneten Materialien (wie z. B. Serien von Phascolomys, Caenolestes). Sodann muß die Art der Verarbeitung der vorhandenen Materialien durch die neuesten und ausführlichsten Autoren nur als eine halbfertige bezeichnet werden, die dem Leser kein Urteil über das von ihnen Gesehene ermöglicht. Wer sich nicht des Hilfsmittels der plastischen Rekonstruktion bedient, kann nicht in so komplizierten Formverhältnissen das Vollgewicht einer objektiven Darstellung beanspruchen, da ihm selbst schon das wichtigste Hilfsmittel der Selbstkontrollierung fehlt. Demgemäß sind auch alle Angaben über Rudimente von Zahnanlagen, Zahnknospen, freie Zahnleistenenden u. s. w. nicht nur bei Säugetieren überhaupt, sondern ganz besonders bei Marsupialiern, wo so viel mit ihnen argumentiert wird, nur mit allergrößter Reserve aufzunehmen.

Zur Zeit stehen sich zwei Hypothesen über die Deutung des fertigen Beuteltiergebisses gegenüber, für deren geschichtliche Entwickelung wir insbesondere auf Wilson und Hill (1897) verweisen. Nach der einen entspricht das fertige Gebiß (von den Molaren ist hierbei ganz abzusehen) dem Ersatzgebiß der Placentalier (Flower 1867, O. Thomas 1887, Tims 1896, Wilson und Hill 1897, A. Carlson 1899); nach der anderen dem Milchgebiß derselben (Kükenthal 1891, Röse 1892, O. Thomas 1892, Leche 1892—95, Dependorf 1898). Je nachdem werden auch die zahlreichen rudimentären Anlagen des Gebisses gedeutet und bezeichnet. Allgemein aber hat sich die Anschauung Bahn gebrochen, daß die Marsupialier nicht eben die primitivsten Gebißverhältnisse aufweisen und daß die Modifikationen in der Zahnsuccession besonders auf die Eigentümlichkeiten der Laktation zurückzuführen seien (Leche 1892).

Eine gewisse Gewähr für die Richtigkeit dieser Ansicht liegt schon darin, daß ja in letzter Zeit auch in anderen Ordnungen der Säugetiere sehr starke Modifikationen der ursprünglichen Diphyodontie unter dem Einfluß der Ernährung nachgewiesen sind, die wohl meist in geologisch jüngeren Perioden erworben wurden als die Eigentümlichkeiten des Beutlergebisses (Proboscidier, Sirenier, Chiropteren). Doch weicht LECHE (1895) insofern von den übrigen Autoren ab, als nach ihm das Ersatzgebiß dennoch in progressiver Entwickelung sein kann und die Entwickelung einer postpermanenten Dentition für die Marsupialier nicht ausgeschlossen zu sein braucht.

Wenden wir uns nun der Ontogenie des Marsupialiergebisses zu, so ist zu konstatieren, daß die allgemeinen Entwickelungsvorgänge bei der Anlage des Zahnsystems dieselben sind wie bei anderen Säugetierordnungen. Die erste Spur einer Zahnleiste tritt nach RÖSE (1892 IV) bei Didelphys opossum $6^1/_2$ Tage nach der Furchung auf (bei Perameles nasuta nach WILSON und HILL [1897] an Embryonen von 8,75 mm Länge). Dabei bemerkt RÖSE, daß im Oberkiefer die Zahnleiste nicht kontinuierlich ausgebildet ist, sondern zwischen den Anlagen der Incisiven Unterbrechungen aufweist. Schon am 12. Tage nach der Furchung wird der Embryo geboren und enthält bereits die Anlagen der meisten Zähne (I_5, C, P_2, M_2). Die Entwickelung der Lippenfurchenleiste beginnnt erst jetzt, wohl infolge der Ausbildung des Saugmundes verzögert. Bei 7 cm Rumpflänge kommen noch M_3 und M_4 zu den schon vorhandenen Zahnanlagen. Die Knospen für die Incisiven schwellen so sehr an, daß sie nicht mehr in einer Reihe Platz haben, sondern eine alternierende Stellung einnehmen. Während die Zahnleiste als schmales Band hinter den Zahnanlagen entlang läuft, verbreitert sie sich etwas an derjenigen Stelle, wo später P_4 (nach O. THOMAS gezählt) entsteht. Als prälakteale Zahnanlagen hat zuerst LECHE die rudimentären von RÖSE beim Wombat gesehenen Zahnkeime gedeutet. Seither sind von LECHE selbst solche Keime bei Myrmecobius und von WOODWARD bei Macropodiden in demselben Sinne gedeutet worden. Namentlich aber DEPENDORF war es, der bei den von ihm untersuchten Beutlern zu dem Schluß kam. daß zahlreiche prälakteale Anlagen vorhanden seien, die sogar nicht nur einer, sondern mehreren Serien entsprechen sollten. Schon WOODWARD behauptete, daß diese prälaktealen Zahnkeime im Gegensatz zu denen der übrigen Säuger. verkalkten. DEPENDORF hat solche prälakteale Anlagen mit laktealen verschmelzen sehen. Ebenso sollen auch lingual von den echten Molaren kolbenförmige Zahnkeime vorkommen, die, unter der Voraussetzung, daß die Molaren durch Konkrescenz entstanden seien, von DEPENDORF als postpermanente Dentition der Beuteltiere gedeutet werden.

Die histogenetischen Prozesse sind ebenfalls denen der Placentalier völlig ähnlich. Wir haben daher auch keinen Anstand genommen, einen Schnitt durch den sich entwickelnden Zahn als typisch auf p. 351 abzubilden. Nur eine Eigentümlichkeit, die von J. TOMES (1850) entdeckt wurde, sei noch erwähnt. Bei allen Beuteltieren mit Ausnahme des Wombat dringen die Dentinfasern in feine Kanäle des Schmelzes vor.

Erhebliche Abweichungen in der Ontogenie des Marsupialiergebisses machen sich erst geltend, wenn wir die späteren Entwickelungsvorgänge und deren Mannigfaltigkeit bei den verschiedenen Familien ins Auge fassen.

Für die Beuteltiere kann als allgemeine Formel die folgende angenommen werden: $\frac{5.\ 1.\ 4.\ 4.}{5.\ 1.\ 4.\ 4.}$, wobei die Zahl der Molaren bei lebenden (Myrmecobius) und fossilen noch höher ausfallen kann. Diese Formel

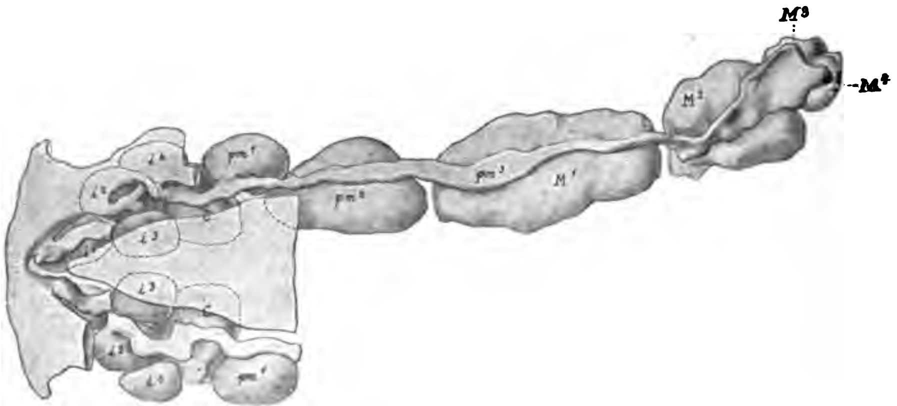


Fig. 263. Didelphys aurita, Kopflänge 2,1 cm. Modell der rechten und eines Teiles der linken Unterkieferhälfte der Zahnleiste in halber Größe. Die Zahnleiste erstreckt sich vom ersten Incisivus an, hinter sämtlichen Zahnanlagen hinweg und endigt mit der Anlage des 4. Molaren. (M_4) pm_3 erste Anlage des Prämolaren der 2. Zahnserie. In der Gegend der Schneidezähne ist die Zahnleiste in mehrere Segmente zerfallen und steht hier teilweise mit dem Kieferepithel in Verbindung. Vergr. $12^1/_2$fach. Nach Röse.

unterliegt in einzelnen Familien der Reduktion, und zwar befällt diese einmal die hinteren Incisiven, dann die Caninen und endlich die vorderen Prämolaren; in besonders ausgesprochenem Maße verfallen die Diprotodontia der Reduktion, sowie der Wombat ($\frac{1.\ 0.\ 1.\ 4.}{1.\ 0.\ 1.\ 4.}$), bei letzterem unter Uebergang seiner sämtlichen Zähne in Dauerwachstum. Diese Reduktion macht sich zunächst in der Zahnentwickelung dadurch geltend, daß abortive Zahnknospen, welche den typisch vorhandenen Zähnen entsprechen, angetroffen werden; solche kommen z. B. bei Phascolarctos und Phascolomys vor.

Als wesentliches Characteristicum für das Beuteltiergebiß hat lange Zeit das Verhalten des P_4 (des Wechselzahnes) gegolten. Owen (1845) und nach ihm Flower (1867) haben nachgewiesen, daß bei der großen Mehrzahl der Marsupialier dieser Zahn allein von einem Nachfolger ersetzt wird, während die übrigen Zähne nur einmal erscheinen. Nun fand aber O. Thomas (1887), daß innerhalb der Familie der Dasyuriden dieser Zahn einer allmählichen Reduktion anheimfällt und daß, während die einen Dasyuriden sich völlig den übrigen Beuteltieren in dieser Hinsicht anschließen, andere ihn vollständig verloren und total monophyodont geworden sind. Ferner hat Leche (1892) die Entdeckung gemacht, daß im vorderen Kieferteile von Myrmecobius verkalkte, niemals zur Funktion gelangende Zahnrudimente angetroffen werden. Aehnliches konstatierte M. Woodward (1893) für die Macropodiden. Diese Entdeckungen ließen die Annahme gerechtfertigt erscheinen, daß auch die Marsupialier ursprünglich zwei Dentionen besessen haben, daß aber die erste im Anschluß an die Ausbildung unterdrückt worden sei. Die stärkste Stütze fand diese

Auffassung aber in RÖSE's (1893 II) Untersuchung über die Zahnentwickelung des Wombat. An einem Embryo von 19 mm Länge fand RÖSE wirklich die Ueberreste zweier Dentitionen, einer Milch- und einer Ersatzzahnserie, welch letztere, an die Nager erinnernd, dem Dauerwachstum verfällt. In der Folgezeit kamen dann M. TIMS (1896) und WILSON und HILL (1897) zu der Ueberzeugung, daß die permanenten Zähne der Marsupialier denen der übrigen Säuger entsprechen, daß der Wechselzahn ein richtiger Milchmolar sei, der mit all jenen verkalkten Zahnrudimenten, die von anderen Forschern als prälakteale gedeutet werden, in den vorderen Kieferabschnitten zusammen die Milchzahnserie ausmache, die lingual vorkommenden Auswüchse der Zahnleiste aber seien nicht als Ersatzzahnanlagen zu deuten, wie es diejenigen Autoren thun, welche die permanenten Zähne der Beutler als Milchzähne ansprechen. Diesen Autoren ist nun neuerdings wiederum ein Schüler KÜKENTHAL's, DEPENDORF (1898) entgegengetreten und hat an umfangreichem Materiale die ältere Ansicht von KÜKENTHAL und RÖSE zu stützen gesucht.

DEPENDORF setzt das Gebiß der Beutler dem Milchgebiß der übrigen Säuger homolog; denn bei Phascolarctos findet er labial von Pd_4 noch prälakteale Zahnknospen. Er führt die Abweichungen in der Ausbildung der Dentitionen bei Beutlern im Vergleich zu den Placentaliern auf das lange andauernde Beutelleben zurück. „Die sich anfänglich verzögernde Entfaltung der einzelnen Zahnkeime und bis zum Beginn der mittleren Zeit des Beutellebens langsam fortschreitende Entwickelung nimmt nach dieser Zeit einen plötzlichen Aufschwung." Ferner „führt die erworbene Starrheit in dem Entwickelungsgang und das hohe Alter der Beuteltiere zu besonderen Eigenarten der Gebißentwickelung, unter die wir vor allem die regelmäßig auftretenden Reste prä- und postlaktealer Dentitionen mehrerer Grade rechnen, welche nie zur vollständigen Entfaltung kommen, sondern der Ausdruck der Trägheit in der Vererbung nutzlos gewordener Organe sind."

VI. Geschichtliche Uebersicht der Forschungen über die Hartgebilde des Integumentes und der Mundhöhle, insbesondere deren Entwickelung.

Zum Abschluß dieses Kapitels werfen wir vom Standpunkt der Entwickelungslehre und speciell von dem der ontogenetischen Forschung aus einen Rückblick auf die verschiedenen Etappen, welche diese Forschungsrichtung durchlaufen hat. Von vornherein kommt zwar geschichtlicher Betrachtung dieses Gebietes schon insofern eine verminderte Bedeutung zu, als auf seine Umgestaltung historische Reflexion niemals von entscheidendem Einfluß geworden ist. Die Fortschritte sind vielmehr ausschließlich zurückzuführen auf zwei Quellen: auf die Verschärfung der technischen Hilfsmittel und auf die Ausdehnung der systematisch-zoologischen Basis. Beide Quellen aber sind erst in neuerer Zeit in ergiebigerer Weise geflossen. Wenn daher auch wenig positive Förderung auf Rechnung der Geschichte zu setzen ist, so ist auch die Zahl falscher Induktionen, die, erst historisch begriffen, auf andern Gebieten ausgemerzt werden können, hier ebenfalls relativ gering.

Zahnforschung und Zahnbehandlung reichen bis zu den Uranfängen menschlicher Kultur. Nirgends vor den Hippokratikern und auch

bei diesen nur flüchtig wird der menschlichen Zahnentwickelung gedacht. In größtem Umfange treten uns Kenntnisse über vergleichende Anatomie, Entwickelungsgeschichte und Mißbildung der Zähne bei Aristoteles entgegen. Aus seiner Entwickelungsgeschichte erhellt, daß bereits vor ihm Demokrit sich die Thatsache des Zahnwechsels aus der Physiologie des Säugens zurecht gelegt hatte. Aristoteles selbst macht uns mit einer Fülle von Thatsachen aus dem Entwickelungsleben der Zähne, wohl vielfach auf Grund älterer Berichte, bekannt. Der Zahnwechsel ist ihm eine geläufige Vorstellung, wenn er auch im einzelnen irrig aufgefaßt wird. Er diente schon damals zur Erkennung des Alters von Haustieren, und so war denn auch die Verschiedenheit im Zahnersatz bei Pferd, Esel, Hund, Rind, Mensch bereits hinlänglich beobachtet. Die lange Dauer des Entwickelungsprozesses der Zähne, die Unterscheidung in Schneide-, Eck- und Backzähne, welche zum Teil nicht wechseln, die Mehrreihigkeit des Fischgebisses, der Zahnbesatz der Fischzunge, die Härte der Zahnsubstanz im Vergleich zum Knochen, die Zugehörigkeit von Zähnen zum Typus der Wirbeltiere, verspäteter Durchbruch von Molaren, Geschlechtsdifferenzen im Gebiß, die Verwendung der Zähne zur Bestimmung der Verwandtschaften innerhalb der Säuger, die Korrelation zwischen lückenhaftem Oberkiefergebiß und Hornbesatz des Kopfes bei Säugern — das alles sind Kenntnisse, die, von einer so hohen Autorität ausgesprochen, später einer genetischen Betrachtungsweise des Zahnsystems nur förderlich sein konnten und neben denen wir getrost über ein paar Irrtümer hinwegsehen dürfen.

Nur einem Schriftsteller des Altertums verdanken wir noch nähere Angaben über den Zahndurchbruch bei Kindern, Oribasius. Aber so wenig wie Galen, erhob sich Vesal nach langer ganz steriler Zwischenzeit wesentlich über die bereits erwähnten Kenntnisse des Altertums. Von letzterem sei als selbständige Beobachtung nur hervorgehoben die Angabe, daß Zähne von Knochen sich dadurch unterscheiden, daß sie freistehen. Eingehender beschäftigte sich in der Neuzeit erst wieder Eustachio (1562) mit dem Studium des Gebisses. Er erkannte im Schmelz eine besondere Zahnsubstanz, er sah den Zahn als einen Abkömmling der Mundschleimhaut an, wie der Nagel ein solcher der Haut sei, und hob als Unterschied zwischen Zahn und Knochen die Regenerationsfähigkeit des letzteren hervor. Unter den Anomalien bespricht er einen Fall von viermaliger Dentition. Weitere Fortschritte in der Kenntnis der allgemeinen Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Zahnsystems blieben auf lange Zeit aus, von Cl. Perrault's (1653) vergleichend-physiologischen Bemerkungen abgesehen. Zwar entdeckte Loeuwenhoek (1678) die Struktur des Zahnbeins und des Schmelzes, ohne weitere Folgen für die Wissenschaft. Als aber in Frankreich im 18. Jahrhundert die Zahnarznei sich von der Medizin ablöste, da machte sich dieser Prozeß auch auf anatomischem Gebiete bemerkbar. Herissant war es, der 1754 unter dem oberflächlichen Zahnfleisch ein tiefes vorübergehendes unterschied, dessen Fortsätze die Zahnsäckchen seien, eine Anschauung, der in den 30er Jahren des 19. Jahrhunderts von Goodsir und Arnold zum Durchbruch verholfen wurde. Im übrigen stellte sich in Frankreich in der Folgezeit, und das gilt auch noch für den Anfang des 19. Jahrhunderts, die vergleichende Zahnforschung beinahe ausschließlich in den Dienst der zoologischen Systematik, wo sie namentlich unter dem Einfluß des

principe de la subordination des charactères und der paläontologischen Forschung CUVIER's sich für die Zoologie als ungeheuer wertvoll erwies. Mit dem Aufleben der deskriptiven Anatomie um die Mitte des 18. Jahrhunderts in deutschen Sprachgebieten erfuhr auch die Zahnanatomie und Histologie dauernde Förderung: da ist eine Arbeit von ALBINUS über den Zahnwechsel zu erwähnen, später die Untersuchungen von SÖMMERRING, SCHREGER, PURKINJE, RETZIUS u. a. Nur aufgezählt seien die Verdienste von BERZELIUS, MORICCHINI, BIBRA und LASSAIGNE um die Chemie des Zahnes; letzterer würdigte auch die chemischen Veränderungen in den verschiedenen Lebensaltern zum ersten Male. Epochemachend wirkte auch auf diesem Gebiete der Anatomie in England JOHN HUNTER (1780) einmal durch ausführliche anatomische Studien über das menschliche Gebiß; dann aber auch durch die Grundlage, welche er mit seiner klassischen Sammlung für die späteren Studien RICHARD OWEN's legte. Ferner verdiente ANDRE Erwähnung, der den permanenten Zahnwechsel der Haifische (1784) beschrieb, nachdem ihn bereits O. FABRICIUS (1780) beobachtet hatte. England hatte mit Beginn des 19. Jahrhunderts auf dem Gebiete der Zahnheilkunde die Führung übernommen: es entstanden 1826 die Principles of dental Surgery von L. KOEKER; JOHN FOX, THOMAS BELL, JAMES ROBINSON und JOHN TOMES entfalteten ihre reformatorische Thätigkeit und schufen den Boden, worauf OWEN's Odontography (1840—1845) Wurzel fassen mußte. Dieses Werk ist die erste große Anatomie des Zahnsystems der lebenden und fossilen Wirbeltiere, auf physiologischer Grundlage. Im Gegensatz zu den französischen Odontologen betrachtete OWEN die Ableitung systematischer Charaktere nur als Nebensache, im Vordergrund standen ihm Form und Entwickelung des Gebisses in ihren Beziehungen zur Physiologie. Das Dentin erhob er zum Typus der Zahnsubstanz und unterschied als seine Modifikationen Plicidentin und Vasodentin. Bezeichnend ist vom genetischen Standpunkte aus besonders, daß OWEN in seinen drei Kursen, die der Publikation der Odontography vorangingen, einmal die Zähne im Anschluß an die herrschende Anschauung als Knochen, dann als Teile des Verdauungssystems und endlich als modifizierte Integumentgebilde behandelte. Das Schwergewicht von OWEN's wissenschaftlicher Person verschaffte dieser Auffassung der Zähne denn auch Allgemeingiltigkeit.

Die weitere Entwickelung der Zahnforschung ist ganz wesentlich beeinflußt von dem Gedanken der genetischen Einheit von Schuppen und Zähnen. Daher ist hier auch ein kurzes Wort über die Erforschung der Schuppen erforderlich. Ausführlicher schildern die Geschichte der Schuppenforschung MANDL (1839) und BAUDELOT (1873). ARISTOTELES behandelt die Schuppen als Homologa der Federn und Haare. BORELLI (1656) soll der erste gewesen sein, der eine Beschreibung der Schuppen gegeben hat. Eingehender handelt von ihnen LOEUWENHOEK (1685), der den Schleim aus ihnen hervorgehen läßt und zuerst die Ansicht vertritt, beim Wachstum der Schuppen werden die konzentrischen Ringe jedes Jahr abgelagert wie bei den Bäumen die Jahresringe. Diese Theorie nahm er 1696 zurück zu Gunsten einer anderen, wonach jedes Jahr unter der bestehenden Schuppe sich eine neue bilde und mit der vorhandenen Masse verlöte. In der Folgezeit gingen die Forscher mehr darauf aus, die Mannigfaltigkeit der Schuppen zu schildern. Einen entscheidenden Schritt vorwärts that erst HEUSINGER (1823) der die Schuppen zwar noch

immer dem Horngewebe einreiht, zum erstenmale aber auch klassifiziert und in die Klassifikation der Fische einführt. Er unterschied Fische 1) ohne Schuppen, 2) mit kleinen Schuppen, 3) mit typischen Schuppen, 4) mit am Rande gezähnelten Schuppen, 5) mit Knochenschuppen (unsere Ganoiden und Placoiden) 6) mit Knochenplatten. Er betrachtete auch die Hautstacheln als modifizierte Schuppen und ferner die Rostralzähne von Pristis. Und da auch die Stacheln wie Zähne gebaut seien, sei der Uebergang des Schuppengebildes in das Zahngebilde vollständig nachgewiesen. Ebenso wie von Heusinger ist vor ihm von P. F. v. Walther (1807), einem Physiologen und Schüler Schelling's, die Einheit der Schuppen- und Zahngebilde gelehrt worden. Diese richtige Synthese wurde unterstützt durch eine falsche Analogie zwischen Haaren und Zähnen, welch beide Bildungen von Bonn (1763), v. Walther, Lavagna (1812), C. Mayer (1819) und J. F. Meckel als zusammengehörig betrachtet wurden. Gegenüber Lavagna hob jedoch Fox die Aehnlichkeit zwischen Zahn- und Knochengewebe hervor. So kam es zu dem sonderbaren Resultat, daß unter dem falschen Oberbegriff des Horngewebes die Zähne und Schuppen nebst deren Abarten einander angenähert wurden, der erste Schritt zur definitiven Einsicht in ihre verwandtschaftlichen Beziehungen und somit auch in ihre Entwickelungsgeschichte. Agassiz baute die Kenntnis der Schuppen vorwiegend nach der zoologisch-systematischen Seite hin aus, während Mandl ihrer Anatomie eine ausführliche Studie widmete.

Von der genetischen Einheit der Schuppen und Zähne waren Joh. Müller, Williamson und Steenstrup überzeugt Williamson (1849) drückte dies dadurch aus, daß er die Placoidschuppen als „Hautzähne“ bezeichnete. Auch bestimmte die Einsicht in dieses Verhältnis beider Organe Hannover (1868) zu einer eingehenden Untersuchung der verschiedenen Formen der Placoidschuppe und ihrer Struktur. Aber erst Gegenbaur (1871) erkannte in ihr in vollem Umfange den Typus, auf den alle Hartgebilde der Haut zurückzuführen seien, und veranlaßte auf Grund eines breiten Materiales O. Hertwig (1874) zu seinen Untersuchungen über den Gegenstand, die die Basis für alle weiteren in dieser Richtung liegenden Forschungen bilden.

Mit dem allgemeinen Ueberhandnehmen entwickelungstheoretischer Forschungen ließ man auch dem Zahnsystem vielfach specielle Aufmerksamkeit angedeihen. In England waren durch Owen's umfassenden Wurf eine Reihe von Forschern angeregt worden, speciell histologischen und entwickelungsgeschichtlichen Fragen nachzugehen, unter ihnen sind namentlich hervorzuheben: Nasmyth, Huxley und besonders J. und C. Tomes. Bei vielen wertvollen Erweiterungen, die das Verdienst dieser Autoren begründen, blieb doch die systematische Gliederung des Stoffes auf der von Owen geschaffenen Basis. Dagegen entwickelte sich in Amerika eine vergleichend-odontologische Forschungsrichtung, als deren leitende Häupter einmal Wortmann (1886) und neuerdings die Paläontologen Cope, Osborn und Ameghino zu bezeichnen sind; neben Cope (1889) hat sich Ryder (1878) mit der mechanisch-physiologischen Betrachtungsweise der fertigen Gebißformen befaßt und die Grundlagen für eine Mechanik des Kauaktes gelegt. In Frankreich wurde das Forschungsgebiet der vergleichenden Odontologie von den vorwiegend systematischen Interessen der Cuvier'schen Schule beherrscht (de Blainville, Frédéric

Cuvier, Rousseau). Intensivere Bemühungen um die Ontogenie des Zahnsystems erwachten in der zweiten Hälfte des Jahrhunderts (Robin, Legros, Magitot, Lataste, Pouchet und Chabry). Die klassische zusammenfassende Darstellung der bis 1860 reichenden Forschungen gab H. Milne-Edwards. Eine eifrige Pflege erfuhr die wissenschaftliche Zahnforschung in Deutschland und den benachbarten Ländern. Hier wurde die vergleichende Odontologie Owen's und der Cuvier'schen Schule vereinigt und systematisiert, zugleich aber mit den Resultaten der Paläontologie und der mikroskopischen Anatomie durchtränkt (Hannover, Rütimeyer, Baume). An Owen einerseits und die deutschen Odontologen andererseits lehnen sich auch die zeitgenössischen englischen Forscher an (Flower, F. Major, M. Woodward, O. Thomas, M. Tims, Wilson und Hill). Die letzte Phase der vergleichend-anatomischen Richtung wird bezeichnet durch die mustergiltige Arbeit E. Rosenberg's (1895), worin als Ausgangspunkt für die Beurteilung der Zahnhomologieen die individuelle Variation gewählt ist. Diesen Standpunkt hat denn auch Leche eingenommen. Am mächtigsten hat sich aber die Histologie und Entwickelungsgeschichte des Gebisses durch das ganze Jahrhundert hindurch geltend gemacht von Schreger's, A. Retzius', Purkinje's, Raschkow's, Schwann's und Valentin's Arbeiten an, bis später die Führer der Entwickelungsgeschichte, v. Kölliker (1861, 1864), Kollmann (1869), Waldeyer (1871), Hertwig (1874), Schwalbe (1894) u. a. die gegenwärtig giltigen Anschauungen über Zahnentwickelung begründeten.

Besonders fruchtbar wurden sodann die anderthalb letzten Decennien des ausgehenden Jahrhunderts: Ausgedehnte Bereicherung erfuhr das Material durch die Herbeiziehung bisher wenig oder nicht untersuchter phylogenetisch bedeutungsvoller Tierformen, ferner dadurch, daß fortlaufende Entwickelungsreihen des Gebisses derselben zur Untersuchung gelangten. Zudem stellte sich die Anwendung der Schnittserien allein als unzulänglich heraus, und die plastische Rekonstruktion der Schnitte begann sich einzubürgern. Endlich wurden die Bemühungen lebhafter, die ontogenetischen Entwickelungsreihen mit den phylogenetischen zu verbinden, wozu sich namentlich bei der Vermehrung der Studien auf dem Gebiet der Säugetierphylogenie reichlichste Gelegenheit bot. Die größten Verdienste in dieser Hinsicht haben sich Röse, Kükenthal und Leche nebst ihren Schülern erworben, abgesehen von zahlreichen Entdeckungen anderer Forscher an einzelnen wichtigen Wirbeltiertypen. Weniger glücklich wurde auf dem Gebiet der Histologie und Histogenese operiert. Die Tendenz, mit unzureichenden Mitteln wichtige Fragen entscheiden zu wollen, macht sich auf diesem Specialgebiet — und das gilt für die ausgedehnte zahnhistologische Litteratur im allgemeinen — besonders fühlbar. Thatsächlich ist die Kenntnis der Absonderungsvorgänge der Hartsubstanzen eine ungenügende, und es ist auch nicht abzusehen, durch welche Hilfsmittel hier volle Klarheit geschaffen werden sollte. Neben den bereits erwähnten Embryologen sind es vor allem Neumann, C. Tomes, Andrews, v. Ebner und Walkhoff, die sich um Sichtung dieses praktisch bedeutungsvollen, aber für die allgemeine Entwickelungsgeschichte bisher wenig ergiebigen Stoffes verdient gemacht haben, wogegen andererseits die Theorieen von Bödecker (1892), Abbot und Morgenstern (1891) als erledigt zu betrachten sind.

Litteratur.

Adloff, B. *Zur Entwickelungsgeschichte des Nagetiergebisses. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXII. 1898.*

— *Zur Entwickelungsgeschichte des Zahnsystems von Sus scrofa domest. Anat. Anz. Bd. XIX. 1901.*

Agassiz, L. *Recherches sur les poissons fossiles. Neuchâtel 1833—45.*

d'Ajutolo, G. *Quinta dentizione in un fanciullo di dodici anni. Mem. R. Accad. delle scienze Bologna. Vol. III. 1892.*

André, W. *A Description of the teeth of Anarrhichas lupus. Philos. Trans. London. Vol. LXXIV. 1784.*

Ameghino, G. *Sur l'évolution des dents des mammifères. Bolet. Acad. Nac. Cordoba. T. XIV. 1892.*

Andrews. R. *Development of dental enamel. Intern. Dent. Journ. 1897.*

Aristoteles. *Fünf Bücher von der Zeugung und Entwickelung der Tiere. Deutsch von Aubert und Wimmer. Leipzig 1860.*

Assmann, F. W. *Quellenkunde der vergleichenden Anatomie. Braunschweig 1847 (enthält die gesamte ältere Litteratur).*

Ballowitz. E. *Das Schmelzorgan der Edentaten. Arch. mikr. Anat. Bd. XL. 1890.*

Bateson, W. *On numerical variation in teeth, with a discussion of the conception of homology. Proc. Zool. Soc. London. 1892.*

Baudelot, E. *Recherches sur la structure et le développement des écailles des poissons osseux. Arch. zool. expér. 1873. T. II. (Hier auch eine geschichtliche Uebersicht der Schuppenforschung.)*

Baume, R. *Odontologische Forschungen. Leipzig 1882.*

Beauregard, H. *Considérations sur les deux dentitions des mammifères, Compte rendu Soc. biol. 1888.*

Benda, C. *Die Dentinbildung in den Hautzähnen der Selachier. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XX. 1882.*

Beneden, E. Van. *Sur les dents de lait de l'Otaria. Bull. Acad. Roy. Belg. 1871.*

Bild, A. *Die Entwickelungsgeschichte des Zahnsystems bei Sus domesticus und das Verhältnis der Lippenfurchenanlage zur Zahnleiste. Anat. Anz. Bd. XX. 1902.*

Blanchard, E. *Observations sur le système dentaire chez les oiseaux. C. R. Acad. Par. 1860.*

Boas, V. *Die Zähne der Scaroiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXII. 1879.*

Bödecker, W. *Die Anatomie und Pathologie der Zähne. Wien u. Leipzig 1892.*

Braun, M. *Die Entwickelung des Wellenpapageis. Arb. zool. Inst. Würzburg. Bd. V. 1882.*

v. Brunn, A. *Ueber die Ausdehnung des Schmelzorganes und seine Bedeutung für die Zahnbildung. Arch. mikr. Anat. Bd. XXIX. 1887.*

— *Beiträge zur Kenntnis der Zahnentwickelung. Arch. mikr. Anat. Bd. XXVIII. 1886.*

Burckhardt, R. *Das Gebiſs der Sauropsiden. Morphol. Arb. Bd. V. 1895.*

Canalis, B. *Sullo sviluppo dei denti nei mammiferi. Anat. Anz. 1886.*

Carlsson, A. *Ueber die Zahnentwickelung bei einigen Knochenfischen. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. VIII. 1895.*

— *Ueber den Zahnersatz bei Agama colonorum. Anat. Anz. Bd. XI. 1896.*

— *Ueber die Schmelzleiste bei Sterna hirundo. Anat. Anz. Bd. XII. 1896.*

— *Ueber Zahnentwickelung der diprotodonten Beuteltiere. Zool. Jahrb. Anat. Ontog. Bd. XII. 1899.*

Cope, E. D. *The homologies and origin of the types of molar teeth in Mammalia. Journ. Philad. Acad. 1874.*

— *The mechanical causes of the developmens of the hard parts of the Mammalia. Journ. Morph. Bost. Vol. III. 1889.*

— *Ameghino on the evolution of Mammalian teeth. Amer. Nat. Vol. XXX. 1896.*

Corse, J. *Observations of the different species of Asiatic Elephants and their mode of dentition. Philos. Trans. London. 1799.*

Dependorf, Th. *Zur Entwickelungsgeschichte des Zahnsystems der Säugetiergattung Galeopithecus Pall. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XXX. 1896.*

— *Zur Entwickelungsgeschichte des Zahnsystems der Marsupialier. Denkschr. d. Med.-nat. Ges. Jena. Bd. VI. 2. 1898.*

Erdl, M. *Untersuchungen über den Bau der Zähne bei den Wirbeltieren, insbesondere bei den Nagern. Abh. math.-phys. Kl. Akad. München. Bd. III. 1843.*

v. Ebner, V. *Histologie der Zähne mit Einschluſs der Histogenese. Wien 1891 (in Scheff's Handbuch der Zahnheilkunde. Bd. I).*

— *Kap. Histologie der Zähne, in Kölliker, Handbuch der Gewebelehre. Bd. III. 1899.*

Eustachii, Barth., *Tractatus de dentibus. Delphis 1726.*

Fleischmann, A. *Die Grundform der Backzähne bei Säugetieren und die Homologie der einzelnen Höcker. Sitzungsber. d. K. preuss. Akad. Berlin. Bd. XL.* **1891.**
— *Mitteilung über die Zahnentwickelung von Hyrax. Abh. Naturhist. Gesellsch. Nürnberg. Bd. X.* **1897.**
Flower, W. *On the development and succession of the teeth in the Marsupialia. Philos. Trans. R. Soc. London. Vol. CLVII.* **1867.**
— *On the development and succession of the teeth in Dasypodidae. Proc. Zool. Soc. London.* **1868.**
— *On the milk-dentition of Mammalia. Trans. Odontol. Soc. London.* **1871.**
Fraisse, P. *Ueber Zähne bei Vögeln. Verh. Phys.-med. Ges. Würzburg.* **1880.**
Friedmann, E. *Beiträge zur Zahnentwickelung der Knochenfische. Morphol. Arbeiten. Bd. VII. 3.* **1897.**
Freund, P. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Zahnanlagen bei Nagetieren. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXIX.* **1892.**
Gebhardt, W. *Ueber den funktionellen Bau einiger Zähne. Arch. f. Enwickl.-Mech. Bd. X.* **1900.**
Ghigi, A. *Sui denti dei Tapiridi. Verh. Anat. Gesellsch. Pavia. Anat. Anz. Bd. XVII. Suppl.* **1900.**
Goeldi, E. A. *Kopfskelet und Schultergürtel von Loricaria cataphracta, Balistes capriscus und Acipenser ruthenus. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XVII.* **1884.**
Goette, A. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Skelettsystems der Wirbeltiere II. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XV.* **1878.**
— *Ueber die Entwickelung des knöchernen Rückenschildes der Schildkröten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXVI.* **1899.**
Goodsir. *On the Origin and Development of the Pulp and Sacs of the Human Teeth.* **1839.**
Goronowitsch, N. *Weiteres über die ektodermale Entstehung von Skelettanlagen im Kopfe der Wirbeltiere. Morph. Jahrb.* **1893.**
Guillot, N. *Sur la genèse et l'évolution des dents et des machoires. Ann. Sci. nat. Sér. 4. T. IX.* **1858.**
Hannover, A. *Die Entwickelung und der Bau des Säugetierzahnes. Nova Acta Leop.-Carol. Acad.* **1856.**
— *Sur la structure et le développement des écailles et épines chez les poissons cartilagineux. Ann. sc. nat. Sér. 5. Tom IX.* **1868.**
— *Om Bygningen og Udviklingen af Skjael og Pigge hos Bruskfisk. Danske Vidensk. Selskab. Skrift. V. Raekke. 7. Bind. Kjöbnhavn* **1868.**
Harrison, R. G. *Ectodermal or mesodermal origin of Teleosts. Anat. Anz. Bd. X.* **1895.**
— *Ueber die Entwickelung der nicht knorpelig vorgebildeten Skeletteile in den Flossen der Teleostier. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLII.* **1893.**
Harrison, H. S. *The development and succession of teeth in Hatteria punctata. Quart. Journ. Micr. Sc.* **1901.**
Haycraft, B. *The development of the Carapace of the Chelonia. Trans. Roy. Soc. Edinburgh. Vol. XXVI.* **1892.**
Heincke, F. *Untersuchungen über die Zähne niederer Wirbeltiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIII.* **1873.**
Hertwig, O. *Ueber den Bau und die Entwickelung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Rd. VIII.* **1874.**
— *Ueber das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skeletts der Mundhöhle. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI.* **1874*.**
— *Ueber das Hautskelett der Fische. Morphol. Jahrb. Bd. II.* **1876** *und Bd. V.* **1879.**
Hertz, H. *Untersuchungen über den feineren Bau und die Entwickelung der Zähne. Arch. f. pathol. Anat. Bd. XXXVII.* **1866.**
Hofer, B. *Ueber Bau und Entwickelung der Cycloid- und Ctenoidschuppen. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morph. u. Physiol. München.* **1899.**
Hoffmann, A. *Ueber die Entwickelung des Kroncementes an den Backenzähnen der Wiederkäuer mit Berücksichtigung der Zahnentwickelung im allgemeinen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LVIII.* **1894.**
Hoffmann, C. K. *Schildkröten. Bronn's Klassen und Ordnungen, Reptilien. Bd. VI. 3. 1.* **1890.**
Howes, G. B., *and* **Swimmerton, H.** *On the development of the skeleton of the Tuatara. Trans. Zool. Soc. London. Vol. XVI.* **1901.**
Hunter, John. *Natural History of human teeth. Deutsch Leipzig* **1780.**
Huxley, Th. H. *On the development of the teeth and on the nature and importance of Nasmyth's „persistent capsule". Quart. Journ. micr. Science.* **1853.**
— *On the application of the laws of evolution to the arrangement of the Vertebrata. Proc. Zool. Soc. London.* **1880.**
— *On the application of the laws of evolution to the arrangement of the Vertebrata and more particularly to the Mammalia. Proc. Zool. Soc. London.* **1880.**

Jaekel, O. *Ueber Phaneropleuron und Hemictenodus. Sitzungsber. Gesellsch. Naturf. Freunde Berlin. 1890. No. 1.*

— *Die Selachier vom Mte. Bolea. 1893.*

— *Ueber sogenannte Faltenzähne und kompliziertere Zahnbildungen überhaupt. Sitzungsber. Ges. Naturf. Freunde Berlin. 1894.*

Jentsch, B. *Beitrag zur Entwickelung und Struktur der Selachierzähne. Diss. Leipzig 1898.*

Kathariner, L. *Ueber Bildung und Ersatz der Giftzähne bei Giftschlangen. Zool. Jahrb. f. Anat. Bd. X. 1897.*

Klaatsch, H. *Zur Morphologie der Fischschuppen und zur Geschichte der Hartsubstanzgewebe. Morphol. Jahrb. Bd. XVI. 1890.*

— *Ueber die Herkunft der Skleroblasten. Morph. Jahrb. Bd. XXI. 1894.*

Klever, E. *Zur Kenntnis der Morphogenese des Equidengebisses. Morph. Jahrb. Bd. XV. 1889.*

v. Kölliker, A. *Die Entwickelung der Zahnsäckchen der Wiederkäuer. Zeitschr. f. wiss Zool. Bd. XII. 1863.*

Kollmann, J. *Entwickelung der Milch- und Ersatzzähne beim Menschen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1869.*

Krauss. *Beiträge zur Osteologie des surinamischen Manatus. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1858 u. 1862.*

Kükenthal, W. *Ueber Reste des Hautpanzers bei Zahnwalen. Anat. Anz. Bd. V. 1890.*

— *Das Gebifs von Didelphys. Anat. Anz. Bd. VI. 1891.*

— *Einige Bemerkungen über die Säugetierbezahnung. Anat. Anz. Bd. VI. 1891.*

— *Ueber den Ursprung und die Entwickelung der Säugetierzähne. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XXVII. 1892.*

— *Ueber die Entstehung und Entwickelung des Säugetierstammes. Biol. Centralbl. 1892.*

— *Vergleichend-anatomische und entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen an Waltieren. Denkschr. d. Med.-naturwiss. Ges. Jena. 1893.*

— *Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen am Pinnipediergebisse. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. 1893.*

— *Zur Dentitionenfrage. Anat. Anz. Bd. X. 1895.*

— *Zur Entwickelungsgeschichte des Gebisses von Manatus. Anat. Anz. Bd. XII. 1896.*

— *Vergleichend-anatomische und entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen an Sirenen. Semon, Forschungsreisen. Bd. IV. 1. 1897.*

Laaser, P. *Die Entwickelung der Zahnleiste bei den Selachiern. Anat. Anz. Bd. XVII. 1900.*

Lataste, F. *Considérations positives sur les deux dentitions des Mammifères. C. R. Soc. de biol. T. V. 1888.*

— *Des dents exceptionellement monophysaires chez les mammifères diphyodontes. C. R. Soc. de biol. T. IV. 1888.*

Leche, W. *Zur Kenntnis des Milchgebisses und der Zahnhomologieen bei Chiropteren. Lunds Univ. Aarskr. 1876—78.*

— *Ueber die Säugetiergattung Galeopithecus. Kgl. Svensk. Vedensk. Handl. Bd. XXI. 1885.*

— *Studien über die Entwickelung des Zahnsystems bei den Säugetieren. Morphol. Jahrb. Bd. XIX. 1892.*

— *Nachträge zu Studien über die Entwickelung des Zahnsystems bei den Säugetieren. Morphol. Jahrb. Bd. XX. 1893.*

— *Ueber die Zahnentwickelung von Iguana tuberculata. Anat. Anz. 1893.*

— *Zur Entwickelungsgeschichte des Zahnsystems der Säugetiere. Biblioth. Zool. 1895.*

— *Die Entwickelung des Zahnsystems der Säugetiere. Ber. d. intern. Zool.-Kongr. Leyden. 1895.*

— *Untersuchungen über das Zahnsystem lebender und fossiler Halbaffen. Festschr. Gegenbaur. 1896.*

— *Ueber Schlosser's Bemerkungen zu meiner Entwickelungsgeschichte etc. Anat. Anz. Bd. XIV. 1897.*

— *Zur Morphologie des Zahnsystems der Insectivoren. Anat. Anz. Bd. XIII. 1897.*

Legros et **Magitot.** *Contributions à l'étude du développement des dents. Journ. anat. et physiol. T. XV. 1879.*

Lesbre. *Considérations sur la première prémolaire de quelques mammifères domestiques. C. R. Soc. biol. 1893.*

Levy, H. *Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Entwickelung der Zähne bei den Reptilien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXII. 1898.*

v. Leydig, F. *Ueber die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. 1876.*

— *Die Zähne einheimischer Schlangen nach Bau und Entwickelung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IX. 1873.*

Lotz, Th. *Ueber den Bau der Schwanzwirbelsäule der Salmoniden, Cyprinoiden, Percoiden und Cataphracten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XI.* **1862.**
Magitot, E. *Traité des anomalies du système dentaire chez l'homme et les mammifères. Paris* **1877.**
— *Des lois de la dentition. Journ. anat. et physiol. T. XIX.* **1883.**
— *Sur les deux dentitions des mammifères. C. R. Soc. biol.* **1888.**
Mahn, R. *Bau und Entwickelung der Molaren bei Mus und Arvicola. Morphol. Jahrb. Bd. XVI.* **1890.**
Marcusen. *Bull. Acad. St. Pétersbourg.* **1849.**
Markert, F. *Die Flossenstacheln von Acanthias, ein Beitrag zur Kenntnis der Hartsubstanzgebilde der Selachier. Zool. Jahrb. f. Anat. Bd. IX.* **1896.**
Major, F. *Trituberculy and Polybuny. Nature. Vol. L.*
— *On the change and form of the teeth in the Centetidae. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 6. Vol. XX.* **1897.**
Mandl, L. *Recherches sur la structure intime des écailles des poissons. Ann. scienc. nat. Sér. 2. T. XI.* **1839.**
Mayo, F. *The superior incisors and canine teeth of Sheep. Bull. Mus. Harv. Coll. Vol. XIII.* **1888.**
Miclucho-Maclay, N. *Plagiostomata of the Pacific. Part I. Proc. Linnean Soc. New S. Wales. Vol. III.* **1879.**
Milne-Edwards, H. *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux. T. VI.* **1860.** *(Enthält auch die ganze ältere Litteratur, sofern sie in Betracht kommt.)*
Morgenstern, M. *Untersuchungen über den Ursprung der bleibenden Zähne. Deutsche Monatsschr. f. Zahnheilk.* **1884—85.**
— *Entwickelungsgeschichte der Zähne. Scheff's Handb. f. Zahnheilkunde. Wien* **1891.**
Müller, J. *Ueber eine eigentümliche Bewaffnung des Zwischenkiefers der reifen Embryonen der Schlangen und Eidechsen. Arch. f. Anat.* **1841.**
Mummery, J. H. *Some points in the structure and development of dentine. Phil. Trans. Roy. Soc. London.* **1891.**
Nasmyth, H. *Three Memoirs on the development and structure of the teeth and epithelium.* **1842.**
Nawroth, P. *Zur Ontogenese der Schweinemolaren. Diss. Basel.* **1893.**
Nehring, A. *Ueber die Gebißentwickelung der Schweine, insbesondere über Verfrühungen und Verspätungen derselben. Berlin* **1888.**
Nickerson, W. S. *The development of the scales of Lepidosteus. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College. Vol. XXIV.* **1893.**
Ohlin, A. *Om Tandutvecklingen hos Hyperoodon. Bih. Svensk. Ved. Akad. Handl Bd. XXII.* **1896.**
Osborn, H. F. *The evolution of mammalian molars to and from the tritubercular type. Amer. Nat.* **1888.**
— *The history and homologies of the human molar cusps. Anat. Anz.* **1892.**
— *Trituberculy. Amer. Nat.* **1897.**
Owen, R. *Odontography.* **1840—45.**
— *On the development and homologies of the Carapace and Plastron of the Chelonian Reptiles. Philos. Trans. London.* **1849.**
Paul, T. *Nasmyth membrane. Dental Record.* **1895.**
Peters, C. *Die Säugetiergattung Chiromys. Abh. d. Akad. Wiss. Berlin.* **1865.**
Piana. *Osservazioni intorno all'esistenza di rudimenti di denti canini ed incisivi superiori negli embrioni bovini ed ovini. Mem. R. Accad. sc. Istit. di Bologna. Ser. 3. Vol. IX.* **1878.**
Pietkiewicz, V. *De la valeur de certains arguments du transformisme empruntés à l'évolution des follicules dentaires chez les ruminants. C. R. Acad. sc. Paris. T. LXXXIV.* **1877.**
Platt, J. B. *Ontogenetic differentations of the ectoderm in Necturus. Anat. Anz. Bd. IX.* **1893.**
— *Ectodermic origin of the cartilages of the head. Anat. Anz. Bd. VIII.* **1893.**
Pouchet, G., et Chabry. *Sur l'évolution des dents des Balénides. C. R. Acad. de sc. Paris. T. CIV.* **1882.**
— *Contributions à l'odontologie des Mammifères. Journ. anat. et physiol. T. XX.* **1884.**
Poulton, E. *The true teeth and horny plates of Ornithorhynchus. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXIX.* **1889.**
Prince, G. E. *The development of the pharyngeal teeth in the Labridae. Meet. Brit Ass. Edinburgh.* **1892.**
Preiswerk, G. *Beiträge zur Kenntnis der Schmelzstruktur bei Säugetieren. Basel* **1895.**
Rabl, C. *Ueber die Herkunft des Skeletts. Verh. d. Anat. Ges. Straßburg* **1894.**

Raschkow, J. *Meletemata circa mammalium dentium evolutionem. Vratislaviae* **1835.**
Rathke, H. *Ueber die Entwickelung der Schildkröten.* **1848.**
Reinhardt. *Om Klapmydsens ufödte Unge och dens Melketandsaet. Vidensk. Meddel Naturhist. Forening. Kopenhagen.* **1877.**
Retzius, A. *Bemerkungen über den inneren Bau der Zähne mit besonderer Rücksicht auf den im Zahn vorkommenden Röhrenbau. Müller's Arch.* **1837.**
Reichel, P. *Beitrag zur Morphologie der Mundhöhlendrüsen der Wirbeltiere. Morphol. Jahrb. Bd. V.* **1883.**
Reissner, W. *Ueber die Schuppen von Polypterus und Lepidosteus. Arch. f. Anat. u. Physiol.* **1859.**
Ritter, P. *Beiträge zur Kenntnis der Stacheln von Trygon und Acanthias. Diss. Rostock.* **1900.**
Römer, F. *Ueber den Bau und die Entwickelung des Panzers der Gürteltiere. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XXVII.* **1892.**
Roetter, F. *Ueber Entwickelung und Wachstum der Schneidezähne bei Mus musculus. Morphol. Jahrb. Bd. XV.* **1889.**
Rohon, J. V. *Die obersilurischen Fische von Oesel. Mém. Acad. sc. Pétersbourg. Sér. 6. T. XXVI, XXXVIII u. XLI.* **1889, 92 u. 93.**
Rosenberg, E. *Ueber Umformungen an den Incisiven der zweiten Zahngeneration des Menschen. Morphol. Jahrb. Bd. XXII.* **1895.**
Rousseau, E. *Anatomie comparée du système dentaire. Paris* **1827.**
Röse, C. *Ueber die Entwickelung der Zähne des Menschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVIII.* **1891.**
— *Zur Phylogenie des Säugetiergebisses. Biol. Centralbl.* **1892.** *No. I.*
— *Ueber die Zahnentwickelung des Menschen. Schweiz. Vierteljahrsschr. f. Zahnheilk. Bd. II.* **1892.** *No. II.*
— *Beiträge zur Zahnentwickelung der Edentaten. Anat. Anz. Bd. VII.* **1892.** *No. III.*
— *Ueber die Zahnentwickelung der Beuteltiere. Anat. Anz. Bd. VII.* **1892.** *No. IV.*
— *Ueber die Zahnleiste und die Eischwiele der Sauropsiden. Anat. Anz. Bd. VII.* **1892.** *No. V.*
— *Ueber die Entstehung und Formabänderung der menschlichen Molaren. Anat. Anz. Bd. VII.* **1892.** *No. VI.*
— *Ueber rudimentäre Zahnanlagen der Gattung Manis. Anat. Anz. Bd. VII.* **1892.** *No. VII.*
— *Ueber Zahnbau und Zahnwechsel der Dipnoër. Anat. Anz. Bd. VII.* **1892.** *No. VIII.*
— *Ueber den Zahnbau und Zahnwechsel von Elephas indicus. Morphol. Arb. Bd. III.* **1893.** *No. I.*
— *Ueber die Zahnentwickelung von Phascolomys wombat. Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin.* **1893.** *No. II.*
— *Ueber die Zahnentwickelung vom Chamäleon. Anat. Anz. Bd. VIII.* **1893.** *No. III.*
— *Ueber die erste Anlage der Zahnleiste beim Menschen. Anat. Anz. Bd. VIII.* **1893.** *No. IV.*
— *Ueber die Zahnentwickelung der Krokodile. Morphol. Arb. Bd. III.* **1893.** *No. V.*
— *Ueber die Zahnentwickelung von Chlamydoselachus anguineus. Morphol. Arb. Bd. IV.* **1894.** *No. I.*
— *Ueber die Zahnentwickelung der Kreuzotter. Anat. Anz. Bd. IX.* **1894.** *No. II.*
— *Ueber die Zahnentwickelung der Fische. Anat. Anz. Bd. IX.* **1894.** *No. III.*
— *Beiträge zur Zahnentwickelung der Schwanzmolche. Morphol. Arb. Bd. IV.* **1894.** *No. IV.*
— *Ueberreste einer vorzeitigen prälactealen und einer vierten Zahnreihe beim Menschen. Oestr.-ung. Vierteljahrsschr. f. Zahnheilk. Bd. XI.* **1895.**
— *und* **Bartels, O.** *Ueber die Zahnentwickelung des Rindes. Morphol. Arb. Bd. VI. 1.* **1896.**
— *Das Zahnsystem der Wirbeltiere. Erg. d. Anat. Entwickelungsgesch.* **1896*.** *(Dort auch das vollständige Verzeichnis der bis dahin erschienenen Arbeiten dieses Autors.)*
— *Ueber die verschiedenen Abänderungen der Hartgewebe bei niederen Wirbeltieren. Anat. Anz. Bd. XIV.* **1897.**
Ryder, J. A. *On the evolution and homologies of the incisors of the horse. Proc. Acad. Philad.* **1877.**
— *On the mechanical genesis of tooth forms. Proc. Acad. Philad.* **1878;** *ebenso Dental Cosmos. Vol. XX.* **1878** *und Amer. Nat.* **1879.**
— *A contribution to the embryography of the osseous fishes with special reference to the development of the Cod. Ann. Rep. U. S. Comm. Fishes and Fisheries.* **1882.**
— *On the mechanical genesis of the scales of fishes. Proc. Acad. Philad.* **1892.**

Sachse, B. *Beiträge zur Kenntnis der Entwickelung der Schneidezähne bei Mus musculus. Diss. Leipzig.* **1894.**

Sahlertz. *Tandsaettet og Tandskiftet hos Pindsvinet (Erinaceus europaeus). Vidensk. Meddel. fra d. Naturhist. Forening. i Kjöbnhavn.* **1871.**

Заленскій, В. Исторія развитія непарныхъ плавниковъ осетровахъ рыбъ, *Extrait de l'Annuaire du Musée zoologique de l'Académie Impériale de St. Pétersbourg.* **1899.**

Schauinsland, H. *Weitere Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Hatteria. Arch. für mikr. Anat. Bd. LVII.* **1900.**

Scheff, J. *Handbuch der Zahnheilkunde. Bd. I. Wien* **1891.**

Scheidt, P. *Morphologie und Ontogenie des Gebisses der Hauskatze. Morphol. Jahrb. Bd. XXI.* **1894.**

Schlosser, M. *Beiträge zur Kenntnis der Stammesgeschichte der Huftiere. Morph. Jahrb. Bd. XII.* **1887.**

— *Ueber die Deutung des Milchgebisses der Säugetiere. Biol. Centralbl. Bd. X.* **1890/91.**

Schwalbe, G. *Ueber Theorieen der Dentition. Verh. d. Anat. Gesellsch. Bd. IX. Straßburg* **1893.**

— *Ueber Zahnentwickelung und Zahnwechsel. Deutsche med. Wochenschr.* **1894.**

Schwink. *Ueber den Zwischenkiefer und seine Nachbarorgane bei den Säugetieren. München* **1888.**

Scott, W. B. *The evolution of the premolar teeth in the mammals. Proc. Acad. Philad.* **1892.**

Scupin, H. *Vergleichende Studien zur Histologie der Ganoidschuppen. Arch. f. Naturg. Jahrg. 62.* **1896.**

Selenka, E. *Die Rassen und der Zahnwechsel des Orang-Utang. Sitzungsber. d. Akad. Berlin.* **1896.**

Semon, R. *Die Zahnentwickelung von Ceratodus Forsteri. Zool. Forschungsreisen. Bd. IV.* **1899.**

Serres, M. *Essai sur l'anatomie et la physiologie des dents. Paris* **1817.**

Sirena, S. *Ueber den Bau und die Entwickelung der Zähne bei den Amphibien und Reptilien. Verh. d. Phys.-med. Gesellsch. Würzburg. Neue Folge. Bd. II.* **1872.**

Sluiter, C. Ph. *Ueber den Eizahn und die Eischwiele einiger Reptilien. Morph. Jahrb. Bd. XX.* **1893.**

Spee, *Graf. Ueber die ersten Vorgänge der Ablagerung des Schmelzes. Anat. Anz. Bd. II.* **1887.**

Steenstrup, J. *Sur la différence entre les poissons osseux et les poissons cartilagineux. Ann. sciences nat. 4. Sér. T. XV.* **1861.**

Stewart, Ch. *On a specimen of the true teeth of Ornithorhynchus. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXXIII.* **1892.**

Taeker, J. *Zur Kenntnis der Odontogenese bei Ungulaten. Diss. Dorpat.* **1892.**

Taruffi. *Frammenti storici sulla terza dentizione. Bull. sc. med. Bologna. Sér. 7. Vol. VI.* **1880.**

Tauber. *Tanddannelse og Tandudvikling hos Hvirveldyrerne. Kjöbnhavn* **1876.**

Thomas, A. *On the homologies and succession of the theeth in the Dasyuridae etc. Philos. Trans. R. Soc. London. Vol. CLXXVIII.* **1888.**

— *On the milk-dentition of the Koala. Proc. Zool. Soc. London.* **1887.**

— *On the dentition of Ornithorhynchus. Proc. Roy Soc. London. Vol. XLVI.* **1890.**

— *A milk-dentition in Orycteropus. Proc. Roy. Soc. London.* **1890*.**

— *Notes on Dr. Kükenthal's Discoveries in Mammalian Dentition. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 6. Vol. IX.* **1892.**

Tims, M. *Notes on the dentition of the Dog. Anat. Anz. Bd. XI.* **1896.**

— *On the tooth-genesis in the Canidae. Journ. Linn. Soc. London. Zool. Vol. XXV.* **1896.**

Tomes, Ch. *On the structure and development of teeth of Ophidia. Philos. Trans. London.* **1875.**

— *On the development of teeth of fishes. Philos. Trans. London.* **1876.**

— *On the development and succession of poisonous fangs in snakes. Philos. Trans. London.* **1876.**

— *On the development of Marsupial and other tubular enamels, with notes upon the development of enamel in general. Proc. Roy. Soc. London. Vol. LXII.* **1897.**

— *Upon Röse's proposed classification of the forms of dentine. Anat. Anz. Bd. XIV.* **1898.**

— *Upon the structure and development of the enamel of the elasmobranch fishes. Proc. Roy. Soc. London. Vol. XLI.* **1898.**

— *A Manual of dental anatomy, human and comparative. London* **1898.** *(Enthält auch das Wesentlichste aus den Untersuchungen seines Vaters J. Tomes.)*

Treuenfels. *Die Zähne von Myliobatis aquila. Diss. Basel.* **1896.**

Turner, W. *The structure of the comb-like branchial appendages and of the teeth of the basking-shark. Journ. Anat. and Physiol. Vol. XIV.* **1880.**

Ussow, A. *Die Entwickelung der Cycloidschuppe der Teleostier. Bull. Soc. Nat. Moscou. Nouv. Sér. T. XI.* **1897.**

Voeltzkow, A., *und* **Döderlein, L.** *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Reptilien. III. Zur Frage nach der Bildung der Bauchrippen. Abh. Senckenberg. Naturf. Ges.* **1901.**

Voerkel, G. *Untersuchungen über den Bau und die Entwickelung der Giftzähne von Pelias berus. Diss. Leipzig.* **1895.**

Vrolick, J. *Studien über die Verknöcherung und die Knochen der Teleostei. Arch. f. Zoologie. Bd. I.* **1873.**

Waldeyer, W. *Bau und Entwickelung der Zähne. Stricker's Handb. d. Gewebelehre.* **1871.**

Walkhoff, O. *Die normale Histologie menschlicher Zähne. Leipzig* **1901.**

Walther, F. P. *Physiologie des Menschen. Landshut* **1807/08.**

Walther, J. *Die Entwickelung der Deckknochen am Kopfskelett des Hechtes. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XVI.* **1882.**

Weber, M. *Studien an Säugetieren.* **1886.**

Wenzel. *Untersuchungen über das Schmelzorgan und den Schmelz, insonderheit bei den dauernd wachsenden Zähnen der Nagetiere. Arch. f. Heilkunde.* **1868.**

Wiedersheim, R. *Das Kopfskelet der Urodelen. Morphol. Jahrb. Bd. III.* **1877.**

Williamson, W. C. *On the structure and development of the scales and bones of fishes. Philos. Trans. Roy. Soc. London. Vol. CXXXIX.* **1849.**

Wortmann, J. *Comparative anatomy of the teeth of the Vertebrata.* **1886.**

Woodward, M. F. *On the milk-dentition of Procavia capensis and of the rabbit. Proc. Zool. Soc. London.* **1892.**

— *Contributions etc. On the Development of the teeth of the Macropodidae. Proc. Zool. Soc. London.* **1893.**

— *On the milk-dentition of the Rodentia. Anat. Anz. Bd. IX.* **1894.**

— *On the teeth of the Marsupialia with especial reference to the premilk dentition. Anat. Anz. Bd. XII.* **1896.**

— *Contributions to the study of mammalian dentition. Proc. Zool. Soc. London.* **1896.**

Wilson, J. P., *and* **Hill, J. P.** *Observations upon the development and succession of the teeth in Parameles etc. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXXIX.* **1887.**

Zograff, N. *On some affinities between Ganoidei chondrostei and other Fishes. Nature London.* **1887.**

Zuckerkandl, E. *Ueber das epitheliale Rudiment eines vierten Mahlzahns beim Menschen. Sitzungsber. d. Akad. Wiss. Wien.* **1891.**

NB. Die ausgedehnte palaeontologische und vergleichend-anatomische Litteratur konnte nicht im Einzelnen aufgeführt werden, ist aber so viel als möglich im Text berücksichtigt worden.

Register.

M.

N.

O.

P.

R.

S.

T.

U.

V.

W.

Z.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.

HANDBUCH

DER

VERGLEICHENDEN UND EXPERIMENTELLEN

ENTWICKELUNGSLEHRE DER WIRBELTIERE

BEARBEITET VON

Prof. Dr. BARFURTH, Rostock, Prof. Dr. BRAUS, Heidelberg, Docent Dr. BÜHLER, Zürich, Prof. Dr. RUD. BURCKHARDT, Basel, Prof. Dr. FELIX, Zürich, Prof. Dr. FLEMMING (†), Kiel, Prof. Dr. FRORIEP, Tübingen, Prof. Dr. GAUPP, Freiburg i. Br., Prof. Dr. GOEPPERT, Heidelberg, Prof. Dr. OSCAR HERTWIG, Berlin, Prof. Dr. RICHARD HERTWIG, München, Prof. Dr. HOCHSTETTER, Innsbruck, Prof. Dr. F. KEIBEL, Freiburg i. Br., Prof. Dr. RUD. KRAUSE, Berlin, Prof. Dr. WILH. KRAUSE, Berlin, Prof. Dr. v. KUPFFER (†), München, Prof. Dr. MAURER, Jena, Prof. Dr. MOLLIER, München, Docent Dr. NEUMAYER, München, Prof. Dr. PETER, Greifswald, Docent Dr. H. POLL, Berlin, Prof. Dr. RÜCKERT, München, Prof. Dr. SCHAUINSLAND, Bremen, Prof. Dr. STRAHL, Gießen, Prof. Dr. WALDEYER, Berlin, Prof. Dr. ZIEHEN, Berlin

HERAUSGEGEBEN VON

DR. OSKAR HERTWIG

O. Ö. PROF., DIREKTOR D. ANATOM.-BIOLOG. INSTITUTS IN BERLIN

ZWEITER BAND. ZWEITER TEIL.

MIT 244 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1906

Inhaltsverzeichnis

zu Band II, Teil 2.

Fünftes Kapitel.

Die Entwickelung des Geruchsorgans und Jakobson'schen Organs in der Reihe der Wirbeltiere. Bildung der äusseren Nase und des Gaumens.

Von

Karl Peter in Breslau.

Einleitung.

Ort, Zeit und Beschaffenheit der ersten Anlage des Riechorgans.

Das Geruchsorgan nimmt seinen Ursprung aus dem ektodermalen Epithel des Kopfes und stellt ein bereits in erster Anlage unpaariges oder paariges Gebilde dar. Nach dieser Verschiedenheit hat man die Wirbeltiere in Unpaarnasen und Paarnasen (Monorhine und Amphirhine) eingeteilt.

Das Riechorgan entsteht an der Kopfspitze vor den primären Augenblasen in der Nähe des letzten Zusammenhanges des Gehirns mit dem Ektoderm, meist zu beiden Seiten des Neuroporus, wie es nebenstehende Figur von einem Eidechsenembryo veranschaulicht. Doch sei gleich hier darauf hingewiesen, daß seine definitive Lage nicht dem Ort seines ersten Auftretens entspricht; infolge der zu verschiedenen Zeiten verschieden starken Wachstumsintensitäten des Centralnervensystems, des Vorderdarmes, ferner durch die Ausbildung des Gesichts hat es während seiner Entwickelung bedeutende Verlagerungen zu erleiden. Von der Spitze des Kopfes rückt es erst auf dessen Ventralseite und liegt dort noch zu beiden Seiten des Vorderhirns. Erst mit

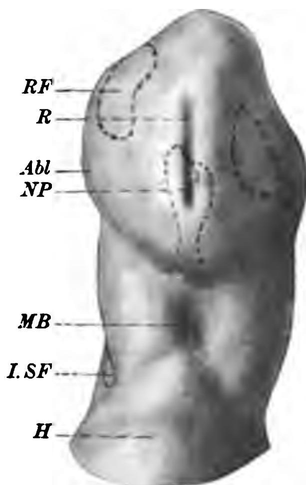


Fig. 1. Vorderkörper eines Eidechsenembryos von 16 Urwirbeln. *Abl* Auftreibung der Haut durch die Augenblasen. *H* Herzwölbung. *MB* Mundbucht. *NP* Neuroporus. *R* Rinne dorsal von demselben. *RF* Riechfeld. *I. SF* erste Schlundfurche.

dem Zurücktreten des Gehirns von der Kopfspitze und mit dem Vorwachsen der Mundpartien gewinnt es wieder eine mehr apikale Lage und befindet sich stets vor dem Vorderende des Großhirns. gleich ob auf Rücken- oder Bauchseite des Kopfes.

Die Zeit der Anlage des Riechorgans ist in den einzelnen Vertebratenklassen in Bezug auf die allgemeine Ausbildung (z. B. die Zahl der Urwirbel) sehr verschieden; ein Eidechsenembryo mit 10 Ursegmenten läßt die ersten Spuren des Sinnesorgans bereits erkennen. während sich dasselbe bei einem Schweinsembryo erst im Stadium von 30 Urwirbeln nachweisen läßt. Dagegen ist das Verhältnis zum Entwickelungsgrad der anderen Sinnesorgane ziemlich konstant; das erste Kenntlichwerden des Riechfeldes findet sich bei noch weit offenem Ohrgrübchen und kurz vor Entstehung der Linsenverdickung. Allein das Hühnchen macht von letzterer Angabe eine Ausnahme, indem die Linse sich bereits zur Grube eingestülpt hat, wenn die erste Andeutung des Geruchsorgans auftritt; doch ist diese einzige Ausnahme leicht verständlich durch die enorme Entwickelung des Sehapparates bei den Vögeln, dessen Entstehung und Ausbildung daher in frühere Stadien zurückverlegt werden muß.

Die erste Anlage des Riechorgans stellt sich als eine verdickte Stelle der Epidermis dar, innerhalb welcher die Zellen eine spindelförmige Gestalt aufweisen (Riechplakode v. KUPFFER, Riechplatte, Riechfeld HIS). Die Abgrenzung dieser Verdickung gegen das undifferenzierte Ektoderm ist anfangs undeutlich und wird erst allmählich schärfer. Fast durchweg rücken schon in frühen Stadien die Kerne der Spindelzellen auf die Mesodermseite, so daß an der freien Fläche ein kernloser Protoplasmasaum entsteht.

Diese Riechplatte ist es allein, welche die Sinneszellen liefert, und von ihr allein gehen die ersten Entwickelungsvorgänge aus, bei welchen die angrenzenden Teile, Gehirn oder Mesoderm, die oft für den Bildungsmechanismus verantwortlich gemacht wurden, nur passiv beteiligt sind. Die Elemente der Platte vermehren sich beträchtlich, — liegt die Plakode frei an der Oberfläche innerhalb schützender Eihüllen, so lagern die zahlreichen Mitosen stets an der freien Fläche, dem Mesoderm abgewandt, — sie bilden durch aktives Wachstum eine Grube, und auch die weiteren Gestaltsveränderungen (z. B. Muschelbildungen) gehen durch Bethätigung des Riechepithels selbst vor sich und sind nicht als passive Einstülpungen durch Bindegewebe aufzufassen.

Später freilich treten noch andere Gewebe hinzu, um das fertige Riechorgan zu bilden; angrenzende Hautpartien beteiligen sich dabei, das Mesoderm der Umgebung differenziert sich in bestimmter Weise, so daß also auch Nachbarteile der ursprünglichen Plakode in Mitleidenschaft gezogen werden. Andererseits bilden diese erst völlig gleichartigen Zellen nicht nur Riechepithel; ganze Partien nehmen später den Charakter von Flimmerepithel an, und auch innerhalb des Sinnesbezirkes findet eine Spaltung statt, indem ein Teil zu Riechzellen wird. die ihren Nervenfortsatz centripetal schicken, während andere die Funktion von stützenden Elementen oder Drüsen übernehmen.

Allgemeine Bildungsprinzipien.

In der Entwickelung des Riechorgans lassen sich zwei Faktoren erkennen, welche die Ausbildung beherrschen: einerseits das Prinzip,

dem zu percipierenden Medium eine möglichst große Oberfläche bei möglichster Raumersparnis zu bieten, und dann das Bestreben, das empfindliche Epithel in geschützte Tiefe zu verlagern, ohne doch dem Medium den Zutritt zu versperren.

Zum Zwecke der Oberflächenvergrößerung senkt sich bei allen Tierklassen die Sinnesplakode durch aktives Wachstum zur Grube ein (Geruchsgrübchen), und später erhebt sich das Epithel in verschiedener Weise zu Falten oder stülpt sich zu Blindsäcken oder Furchen aus, wodurch muschelförmige Einragungen abgeschnürt werden.

Geschützt wird der Sinnesbezirk dadurch, daß sich um die Grube ein Hautsaum erhebt, so daß ihr Eingang durch indifferentes Epithel gebildet wird, und dadurch, daß das ursprünglich hohe Epithel an besonders ausgesetzten Stellen — auf der Höhe von Falten — sich zu niedrigem umgestaltet. Schließlich hüllt ein sehr verschieden gestaltetes Knorpelskelett, das auch teilweise verknöchern kann, als „Nasenkapsel“ das Sinnesorgan ein und kann auch die Einragungen stützen (knorpelige, knöcherne Muscheln). Bei Luftatmern müssen sich noch zum Feuchthalten der die Sinneszellen tragenden „Schleimhäute“ Drüsen ausbilden, die entweder in diffuser Form im Epithel liegen oder als umfangreichere Packete aus demselben herauswandern.

Allgemeiner Bauplan.

Zum Verständnis der Entwickelung des Riechorgans ist es zweckmäßig, kurz auf seinen Bau bei den einzelnen Wirbeltierklassen hinzuweisen. Dabei ist im Auge zu behalten, daß unser Sinnesorgan nur bei den Fischen dem Riechsinn allein vorsteht; bei Amphibien und Amnioten hat es noch eine zweite Funktion zu erfüllen: es ist in den Dienst der Atmung getreten.

Bei den meisten Formen macht sich das Bestreben geltend, dem zu percipierenden Medium anstatt einer einfachen Grube eine Rinne oder einen Kanal zum Durchströmen zu bieten, wodurch ein stärkerer Wechsel bei leichterem Abfluß erreicht wird. Während die Lage dieser 2 Oeffnungen bei Fischen beliebig ist — sie finden sich bald nahe, bald entfernt vom Mundrande —, muß bei den Lungenatmern, bei welchen eben die Nase auch zum Atmungsorgan geworden ist, die eine Oeffnung stets ins Innere des Mundes verlegt werden. Die außen liegende Mündung heißt dann Apertura externa, Narine, die im Munde befindliche wird Choane, Apertura interna genannt. Die zwischen beiden bestehende Substanzbrücke erhält den Namen primitiver Gaumen (Palatum). Bei den Amnioten findet sich noch konstant ein sich von der medialen Wand der Nase abspaltendes Organ, das JAKOBSON'sche Organ (Organon vomeronasale).

So bildet sich bei den einzelnen Vertebratenklassen ein sehr verschieden gebautes Organ heran, und man hat hier gern Entwickelungsgeschichte und vergleichende Anatomie in Beziehung zu einander gebracht, indem man den fertigen Zustand des Geruchsorgans der „niederen“ Wirbeltiere in embryonalen Stadien der „höheren“ Klassen wiederzufinden glaubte, wenn auch wohl kaum mit Recht, da es mehr die embryonalen Verhältnisse sind, die eine gegenseitige Vergleichung zulassen.

So bleibt bei manchen Fischen das Riechorgan im Zustande einer Grube bestehen; bei Selachiern treten 2 seitliche Falten auf, welche das Organ bedecken. Auch bei Ganoiden und Teleostiern finden sich dieselben, verschmelzen aber miteinander, so daß ein Kanal mit 2 Oeffnungen entsteht, der entfernt oder nahe am Mundrande liegen kann. Diesen Zustand verglich man mit einem ähnlichen bei Amnioten während der Entwickelung auftretenden, ohne daß das ausgebildete Organ der Fische mit seinem reichen Faltensystem dem einfachen Kanal des Reptilienembryos gleichzustellen wäre. Von den Dipnoern an finden wir regelmäßig 2 Nasenöffnungen, von denen die hintere in dem Mund gelegen ist. Die Homologisierung dieser „Choane“ ist, wie am Schlusse hervorgehoben werden wird (S. 75), kaum durchzuführen. Schon bei Amphibien verlegt eine seitliche Falte am Munddache die „Choanen“ etwas nach hinten, ein Verhalten, das sich bei Reptilien und Vögeln noch durch weiteres Sichentgegenwachsen und teilweises Verwachsen dieser „Gaumenplatten“ verschärft, und endlich bei den Säugern durch ausgiebiges Verwachsen dieser Fortsätze seinen Höhepunkt findet. So wird an Stelle der „primitiven Choane“ eine weiter hinten gelegene „sekundäre Choane“ die hintere Oeffnung der Nase, da der „primitive Gaumen“ durch die erwähnten Platten, den „sekundären“, zum „definitiven“ Gaumen wird. Bei diesen Vorgängen wird zugleich ein Teil der primitiven Mundhöhle als „Nasenrachengang“, Meatus naso-pharyngeus, zur Nase geschlagen.

Morphologischer Wert des Riechorgans.

Der morphologische Wert des Riechorgans wird verschieden beurteilt; die wichtigsten sich entgegenstehenden Hypothesen sind DOHRN's Kiemenspaltentheorie und v. KUPFFER's Plakodentheorie.

Die erstere nimmt an, daß man in Nase wie in Ohr, Hypophyse und anderen Organen rudimentäre Kiemenspalten zu erblicken hätte, wurde von PARKER und BLAUE angenommen, von MILNES MARSHALL ausgebaut und fand noch in MIHALKOVICS (98) einen Vertreter. Sie gründet sich hauptsächlich auf die Aehnlichkeit der Riechgrube mit einer äußeren Kiemenfurche, doch ist alles, was der englische Autor zu Gunsten der Hypothese, daß das Riechorgan die vorderste Kiemenspalte sei, ins Feld führte, sekundärer Natur: dies betrifft die Aehnlichkeit in Form und Aufbau von Riechorgan und Schlundspalte, sowie ihre synchrone Entwickelung; die Aehnlichkeit zwischen den SCHNEIDER'schen Falten der Selachiernase mit äußeren Kiemenfäden brachte ihn sogar dazu, diese beiden Gebilde zu homologisieren und für die verfochtene Idee zu verwenden.

Mit HOFFMANN, GEGENBAUR u. a. ist indes zu betonen, daß das Geruchsorgan als rein ektodermale Bildung mit einer Schlundspalte, die nachweislich allein vom entodermalen Darm ausgeht und das äußere Epithel höchstens sekundär zur Furche einzieht, nichts zu thun haben kann, und so muß die Hypothese, daß das Riechorgan eine rudimentäre Kiemenspalte sei, fallen gelassen werden.

KUPFFER dagegen fand, daß als erste Anlage eines jeden Sinnesorgans eine kuchenförmige Anschwellung des Ektoderms sichtbar würde, die er „Plakode“ nannte. So kam er dazu, das Riechorgan mit anderen niederen Sinnesorganen in eine Reihe zu stellen, und dachte es sich aus einem solchen einfachen Zustand entwickelt.

Am Kopf fand KUPFFER 2 Längsreihen von Plakoden, eine dorsolaterale und eine ventral-epibranchiale, die sich in der Gegend des vorderen Neuroporus treffen. Das Riechorgan (der Amphirhinen, s. unten S. 13) stellt das vorderste Paar der ersten Reihe vor, denen die Ganglien des Trigeminus, des Facialis + Gehörgrube folgen, während das Anfangsglied der letzteren Reihe von der Linse gebildet wird. BURCKHARDT (1901) ist übrigens geneigt, wegen des doppelten Olfactorius, wie er sich bei niederen Wirbeltieren und vielfach auch bei höheren findet, für das Riechorgan die Entstehung aus 2 miteinander verschmolzenen Plakoden anzunehmen.

Eine Reihe von Autoren homologisieren das Geruchsorgan mit den Seitenorganen oder mit den epibranchialen Sinnesapparaten und halten es für das Organ einer verloren gegangenen Kiemenspalte (BEARD, DISSE).

Wie man auch über diese Specialfrage denken mag, das ist sicher, daß das Riechorgan mit den übrigen Sinnesapparaten in eine Linie zu stellen ist, daß es insbesondere der Linse und dem Ohr völlig zu homologisieren ist. Dafür spricht

1) die völlig gleiche Anlage (Plakode) und ähnliche Entwickelung. Diese Gleichheit erstreckt sich auch auf die Modifikationen, denen die Bildung in den verschiedenen Wirbeltierklassen unterliegt und die stets in übereinstimmender Weise Nase, Linse und Ohr betreffen: Bei Vertebraten, deren Embryonen frühzeitig ein in 2 Schichten gespaltenes Hornblatt besitzen (Teleostier, Amphibien), beteiligt sich an der Entwickelung des Riechorgans wie der Linse und des Ohres allein die tiefere Lage (Sinnesschicht), während die obere Deckschicht unverändert über die Anlage hinwegzieht; ferner zeigen solche Formen, die sich bei Raummangel in engen Eiern entwickeln (Teleostier, Triton), Ohr, Linse und Riechorgan lange Zeit als stark gewuchertes solides Gebilde, das erst spät einen Hohlraum aufweist, der bei anderen Klassen sehr früh als Grübchen erscheint. Der einzige Unterschied in der Entwickelung von der der anderen Sinnesorgane besteht darin, daß das Organ sich nicht wie diese als Bläschen von seinem Mutterboden abschnüren kann, sondern in Gestalt einer Grube bestehen bleibt, da die Riechzellen direkt mit dem umgebenden Medium in Berührung kommen müssen. Natürlich muß zu diesem Zweck auch eine eventuell vorhandene „Deckschicht" über der Anlage zu Grunde gehen, während dies bei den geschlossenen Blasen der Linse und des Ohres nicht nötig ist;

2) wies BURCKHARDT (1901) nach, daß das Riechorgan, die Linse und die Zirbel ähnliche Veränderungen am Gehirn hervorbringen, indem sie einen Teil desselben ausziehen (Riechschlauch, Retina).

VAN WIJHE (1886) nimmt an, daß das Riechorgan „aus dem vorderen Neuroporus" entsteht, und betrachtet es in Anschluß an die Monorhinie-Hypothese (s. unten S. 12) als Sinnesorgan, welches das durch das Rückenmark strömende Wasser prüfen sollte.

Viel verwertet wurde früher BLAUE's Befund von knospenähnlicher Anordnung der Riechzellen in der Nase erwachsener Knochenfische und Amphibien resp. deren Larven. Der Autor glaubte diese Organe den Schmeckbechern gleichstellen zu können. Doch fand MADRID-MURENO, daß diese Anordnung erst sehr spät

auftritt, und da er sie bei Fischen, die sie im erwachsenen Zustand nicht besitzen, auch während der Entwickelung vermißt, so ist die Aehnlichkeit dieser Gruben mit Endknospen auf Konvergenz zurückzuführen und hat keinen phylogenetischen Wert.

Daß bei Wirbellosen kein Homologon des Geruchsorgans der Vertebraten zu finden ist, wird nicht wunder nehmen, wenn man sieht (s. unten S. 7), daß selbst Amphioxus nicht mit einem solchen Organ ausgestattet ist.

Historisches.

Die Entwickelung des Geruchsorgans ist im Vergleich zu der des Auges und Ohres von Anbeginn stiefmütterlich behandelt worden. Erst in verhältnismäßig später Zeit sind wir mit den interessanten Umbildungen, denen das Sinnesorgan während seines Bildungsganges unterworfen ist, bekannt geworden, und noch jetzt harrt manche Frage der Erledigung.

Ueber die ersten Autoren giebt KÖLLIKER (1860) Auskunft.

C. E. v. BAER hat auch für unser Organ die erste richtige Darstellung der Entwickelung gegeben; er fand beim Hühnchen die Riechgruben, die sich getrennt von der Mundbucht anlegen; sie werden durch Zusammenstoßen der Oberkieferhälften und der Stirnfortsätze zu einem Nasenkanale umgewandelt und gelangen so in Verbindung mit der Mundbucht, von der sie durch den knöchernen Gaumen, bei Säugetieren vollständiger als bei Vögeln, wieder getrennt werden; er erkannte richtig, daß der percipierende Teil, das Labyrinth mit seinen Nebenhöhlen, von der ursprünglichen Riechgrube herrührte.

Dieser Anschauung gegenüber stand MECKEL's Ansicht (1812, Pathol. Anatomie) lange in Ehren, daß das Riechorgan von Anfang an mit der Mundbucht in Verbindung stünde. Er übersah das erste Stadium, das Riechgrübchen, das HUSCHKE, REICHERT, BISCHOFF, REMAK, RATHKE beobachteten. Letzterer fand es bei Schaf, Knochenfisch, Eidechse, Hühnchen, Natter und beschrieb genau die Umbildung des Sinnesorgans.

Erst KÖLLIKER brachte mit seinen Untersuchungen über das Geruchsorgan von Hühnchen und Mensch BAER's richtige Darstellung zur Geltung.

Weiterhin ist DURSY's Werk zu nennen, das einen Schatz von exakten Beobachtungen bietet; HIS beschrieb die Entwickelung der Nase des menschlichen Embryo.

Von neueren Autoren ist besonders BORN zu erwähnen, der eine Reihe inhaltsreicher Studien über die Genese des Riechorgans bei Amphibien und Amnioten veröffentlichte, die allen diesbezüglichen späteren Mitteilungen zu Grunde lagen; v. KUPFFER untersuchte die interessante unpaare Nase des Neunauges, HOCHSTETTER korrigierte unsere Ansicht über die Bildung des Riechorgans der Säugetiere und des Menschen, und auch MIHALKOVICS widmete unserem Gebiet mehrere Aufsätze.

Immerhin ist dasselbe im allgemeinen nicht eben sehr eingehend bearbeitet worden, oft finden sich in Monographien nur kurze Bemerkungen über die Entwickelung des Geruchsorgans. Die einzige alle Wirbeltierklassen umfassende Darstellung gab BALFOUR in seiner vergleichenden Embryologie.

Die Entwickelung des Geruchsorgans (inkl. des Gaumens und Jakobson'schen Organs) in der Reihe der Wirbeltiere.

I. Monorhinie.

1. Amphioxus.

Bei Amphioxus werden verschiedene unpaarige Gebilde als Riechorgane bezeichnet. Die meisten Autoren nehmen die Flimmergrube, die Kölliker am vorderen Neuroporus entdeckte, dafür in Anspruch (Kölliker, Kupffer, Hatschek (1892), Van Wijhe), andere (Hatschek (1884), Legros) ein Cilienorgan, welches an der rechten Seite der Chorda liegt und in das Räderorgan, und mit diesem in die dorsale Wand der Mundhöhle mündet.

Diese Deutungen gründen sich allein auf Aehnlichkeiten in der Lage der fraglichen Gebilde mit der Stellung des unpaaren Riechsacks der Neunaugen in erwachsenem Zustande (Kölliker) oder während der Entwickelung. Da aber die Monorhinie der Cyclostomen wohl als sekundär entstanden anzunehmen ist (s. u. S. 13), eine Abstammung des Lanzettfischchens von dieser Gruppe aber doch ausgeschlossen werden kann, so ist der Homologisierungsversuch einer dieser unpaaren Wimpergruben mit dem paarigen Riechorgan der Cranioten wohl von der Hand zu weisen. Dies stimmt mit der Thatsache überein, daß Amphioxus auch in Bezug auf die übrigen Sinnesorgane keinerlei Anknüpfungspunkte an die bei anderen Wirbeltieren sich findenden Verhältnisse bietet.

Natürlich erscheint es danach vergeblich, bei Wirbellosen nach einem Homologon des Geruchsorgans der Vertebraten zu forschen; bei Ascidien wird gewöhnlich das Tuberculum dorsale so bezeichnet, doch will Legros auch diesen Vergleich nicht gelten lassen.

Kurz sei hier auf die Entwickelung der als Riechorgan gedeuteten Gebilde des Amphioxus hingewiesen.

1) Kölliker's Flimmergrube. Bei jüngeren Embryonen liegt das Centralnervensystem dicht unter der Haut und mündet vorn durch einen dorsalen Porus nach außen. Diese Oeffnung rückt während der Entwickelung auf die linke Seite, und erst dann entsteht mit dem Entfernen des Nervenrohrs von der Haut eine von letzterer gebildete Wimpergrube, an deren Grund sich der Neuroporus noch bei jüngeren Tieren öffnet. Die Grube erhält einen kurzen unpaaren Nerv.

Dies Organ wurde früher von Hatschek (1884) dem äußeren Ende des Zirbelkanals der Cranioten gleichgestellt, später (1892) dem Riechorgan und der Hypophyse; Willey homologisierte es der Hypophyse der übrigen Wirbeltiere und Tunicaten.

2) Hatschek's (Andrews) Ciliengrube. Hatschek (1884) hielt das nach ihm benannte Gebilde für ein Geruchs- oder Geschmacksorgan und sah in ihm einen Teil der Hypophysis der Cranioten. Legros glaubte auf entwickelungsgeschichtlichem Wege die Homologie mit dem Riechsack von Petromyzon durchführen zu können. Nach ihm entsteht das Organ aus einem Teil einer Verdickung, die sich an der linken Seite der Larve im Ektoderm bildet (s. Fig. 2a), nach caudal und dorsal zu wächst und sich in drei Teile spaltet: vorn gliedert sich die fossette

préorale ab, die durch eine Zwischenplatte von der weiter hinten gelegenen larvalen Mundöffnung geschieden wird. Die erstere wächst von der linken Seite nach rechts herüber, vertieft sich und ihre Oeffnung vergrößert sich (s. Fig. 2b). Sie teilt sich wieder a) in einen ventralen Abschnitt aus welchem das Räderorgan hervorgeht, und b) einen dorsalen Teil, der seinerseits 2 Ausstülpungen bildet (s. Fig. 2c):

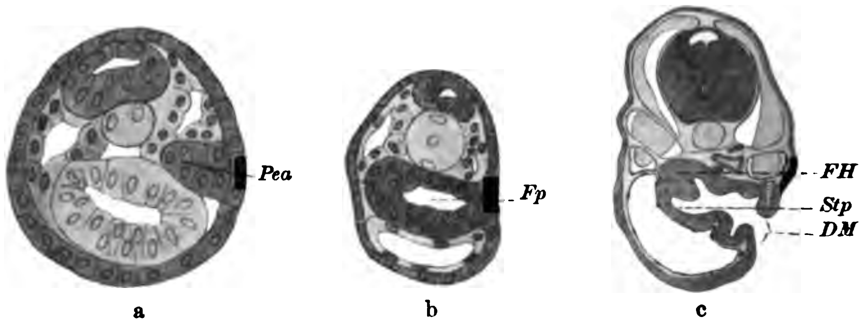


Fig. 2a—c. Schnitte durch den Vorderkörper von Amphioxuslarven von 0,37 mm, (a Vergr. 650 : 1), 1 mm (b, 650 : 1), und 3,6 mm (c, 220 : 1) nach LEGROS. *DM* definitive Mundspalte. *FH* HATSCHEK'sche Grube. *Fp* Fossa larvalis praeoralis. *Pea* vorderer Teil der Ektodermverdickung. *Stp* stomodäaler Teil der präoralen larvalen Grube.

links caudal entsteht ein Gang (Nephridium HATSCHEK), der sich in den Pharynx öffnet, dann seine Verbindung mit dem ektodermalen Mutterboden verliert und nach LEGROS das Homologon der Hypophyse der Neunaugen darstellt; vorn entwickelt sich endlich auf der rechten Seite der Einstülpung eine Grube, deren Bekleidung lange Zellen mit starren Haaren bilden: die Sinnesgrube, das Geruchsorgan LEGROS'. Durch die Bildung von 2 seitlichen Lippen wird der ganze Komplex in die Tiefe verlagert, und die Flimmergrube mündet in eine Mundrinne, die erst nach links, am Ende der Metamorphose aber direkt ventral schaut.

LEGROS' Deutung dieser Wimpergrube gründet sich auf die ähnliche Entstehung der Riechgrube bei Ammocoetes vor der Mundbucht, und seine Schemata machen diesen Vergleich sehr einleuchtend; indes verbietet sich die Annahme dieser Erklärung schon dadurch, daß HATSCHEK sein Sinnesorgan durch den Zweig eines Spinalnerven innerviert fand. Auch bestreitet MAC BRIDE die ektodermale Entstehung der Flimmergrube; die ganze fossette préorale soll sich nach ihm aus der linken Kopfhöhle entwickeln. VAN WIJHE (1901, in PETRUS CAMPER I) hält das Organ für eine Drüse, homolog dem vorderen Lappen der Hypophyse der Cranioten und einem Teil der Neuraldrüse der Tunicaten.

2. Cyclostomen.

a) Petromyzonten.

Die erste Andeutung des Riechorgans findet sich bei Petromyzon Planeri am Vorderende des Kopffortsatzes als eine unpaare Platte verlängerter Zellen, und zwar nach völliger Ablösung des Gehirns, aber vielleicht an der Stelle seines letzten Zusammenhanges mit dem Exoderm (LUBOSCH). Die Zeit des ersten Auftretens wird verschieden angegeben, da die Eier sich je nach der

Temperatur sehr verschieden rasch entwickeln: Dohrn giebt dafür den 3. Tag an, Kupffer den 5., Lubosch den 8. Diese undeutlich begrenzte Riechplakode (s. Fig. 3) ist ventral durch eine kurze Strecke indifferenten Epithels, eine Zwischenplatte, von einer zweiten Verdickung getrennt, welche dem vorderen Chordaende gegenüberliegt und zur Hypophysis wird.



Fig. 3. Medianschnitt durch den Kopf eines 10 Tage alten Ammocoetes. Vergr. 150 : 1. Nach Lubosch (1901). *R* Riechplatte. *H* Hypophysenanlage. *M* Mundplatte. *L* Gehirnlumen. *Z* Zwischenplatte.

Die allgemein angenommene Kupffersche Beschreibung der ersten Entwickelungsvorgänge unterscheidet sich in zwei wesentlichen Punkten von der eben gegebenen. Einmal bezeichnet v. Kupffer die Stelle, an welcher das Medullarrohr am längsten mit der Haut in Verbindung steht, bereits vor Abschnürung des ersteren als Riechplakode, obgleich eine Verdickung der Zellen des Ektoderms noch nicht nachweisbar ist. Dann beschreibt er als Zuwachs zu dieser medianen Anlage 2 seitlich ihr eng anliegende Verdickungen, welche in der Bildung des Geruchsorgans mit aufgehen, so daß sich dasselbe aus 3 Teilen bilden soll. Doch findet sich bei keinem Autor eine bestätigende Angabe dieses Befundes, und auch ich vermochte die seitlichen Plakoden, denen v. Kupffer eine weittragende Bedeutung zuerteilt, an Präparaten des Herrn Dr. Lubosch nicht zu entdecken. Auch den von v. Kupffer angegebenen unpaaren Riechnerv, ein Faserbündel, das zeitweise zur unpaaren Riechgrube ziehen soll, hat niemand wieder beobachtet.

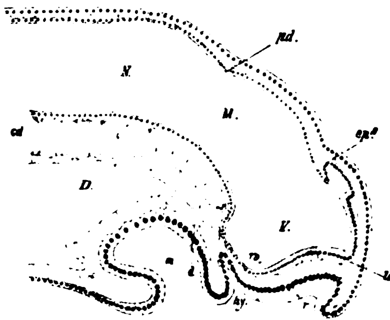
Die Riechplatte verdickt sich weiterhin und stülpt sich am 10. bis 12. Tag (Lubosch) durch aktives Wachstum nach der Dorsalseite zu ein, eine ventral offene Grube bildend, wie andererseits auch die Hypophyse, deren Abgrenzung gegen die Geruchsplatte undeutlicher wird, sich nach ventral zu einsenkt. Durch tiefere Verlagerung beider Anlagen entsteht ein scheinbar einheitliches Organ mit weiter Oeffnung und dorsalem und ventralem Blindsack, die aber getrennt von einander entstehen: die Verbindung von Riechgrube mit der Hypophyse ist sekundär.

Unterdes hat das Geruchsorgan auch an seitlicher Ausdehnung gewonnen, so daß es auf dem Querschnitt queroval erscheint.

Während die beiden Blindsäcke anfangs eine ventrale Lage innehatten, wandern sie allmählich mit der Ausbildung der Oberlippe auf die Dorsalseite des Kopfes; zugleich verengert sich ihre gemeinsame Oeffnung (s. Fig. 4, 5).

In diesem Zustande erhält sich das Riechorgan lange Zeit. Erst bei Larven von 10 cm Länge (Scott) tritt eine mediane Verdickung auf, welche das bisher unpaarige Organ in zwei seitliche Partien scheidet, die allmählich durch ein Septum getrennt werden. Diese Scheidewand, welche von dorsal her einwächst, trägt auf dem First indifferentes Säulenepithel und sticht so deutlich von den hohen Sinnes-

zellen ab, welche die beiden immer tiefer werdenden Kammern bekleiden (s. Fig. 6). Unterdes hat sich um die Oeffnung eine Erhebung von Dermis und Epidermis gebildet, welche durch starkes Wachstum Nase und Hypophyse in die Tiefe verlagert, so daß ein ziemlich langer Einführungskanal entsteht.



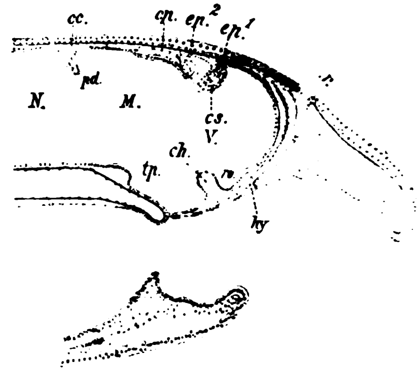


Fig. 4. Fig. 5.

Fig. 4. Medianschnitt durch den Kopf von Ammocoetes am 8. Tage, nach KUPFFER (1894). *r.* Riechsack. *hy.* Hypophysengang. *lo.* Lobus olfactorius. *M.* Mundbucht.

Fig. 5. Medianschnitt durch den Kopf eines Ammocoetes von 6 mm Länge, nach KUPFFER (1894). *r.*, *hy.* wie in Fig. 4.

Bis zum Eintritt der Metamorphose ist aber das Geruchsorgan einfach gestaltet — Ammocoetes braucht als Schlammbewohner wohl kein komplizierter gebautes (DOHRN) — und besitzt nur eine dorsale Falte. Die Angaben LANGERHANS', daß schon der Querder seitliche Einragungen besitze, beruhen nach KAENSCHE auf einem Irrtum, doch giebt auch BUJOR 2 sehr kleine seitliche Falten zu.

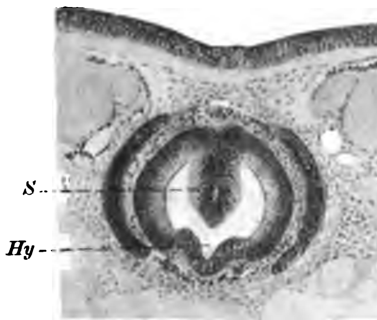


Fig. 6. Schnitt durch das Nasenrohr eines Ammocoetes Planeri von 15,5 cm Länge. Vergr. 60 : 1. *Hy* Hypophysengang. *S* Septum. Wie Fig. 8 nach einem Präparat von Prof. SCHAPER.

Während der Umwandlung entstehen weitere Faltenbildungen, erst an der Seite, dann zwischen den schon vorhandenen, so daß eine Reihe von Kammern gebildet wird, deren anfangs ungleich hohe Zwischenwände allmählich dieselbe Tiefe erlangen (s. Fig. 7a, b). Die Mittelfalte wird mächtiger und verwächst streckenweise mit dem Boden (KAENSCHE), so daß die Verbindung zwischen Einführungsgang und Hypophyse durch 2 seitliche Rinnen am Boden der Nasensäcke gegeben werden muß. Dies veranlaßte wohl CALBERLA zu der falschen Annahme, daß der Nasengaumengang paarigen Ursprungs sei; die paarigen Säcke vereinigten sich weiter hinten. Jede Tasche verlängert sich nach hinten und läßt Drüsen aussprossen.

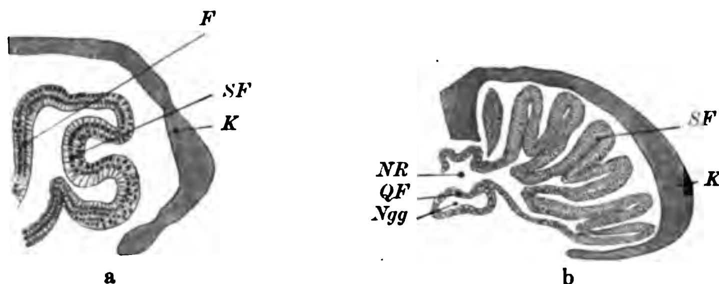


Fig. 7. Querschnitte durch die rechte Seite der Nasenhöhle von Ammocoetes am Beginn (a), und Ende (b) der Metamorphose. Nach KAENSCHE (1889). *K* Knorpelkapsel. *MF* Mittelfalte. *Ngg* Nasengaumengang. *NR* Nasenrohr. *QF* Querfalte im Nasenrohr. *SF* seitliche Falten.

Der Hypophysengang, der streckenweise lumenlos ist (Fig. 8), wächst stark nach hinten, wobei der mediane Teil etwas gegen die seitlichen Abschnitte zurückbleibt. Das Eingangsrohr des Nasensackes erhält statt des Wimperepithels eine mehrschichtige, nicht flimmernde Auskleidung und bildet an der Mündung des Geruchsorgans eine ventral entspringende Querfalte aus (KAENSCHE).

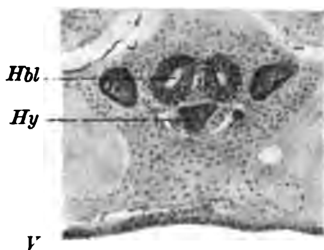


Fig. 8. Schnitt durch den Hypophysengang (*Hy*) und die hinteren Blindsäcke (*Hbl*) eines Ammocoetes von 15,5 cm Länge. Vergröß. 60 : 1. *V* ventrale Wand.

Noch eines Organes ist kurz zu gedenken. Bereits bei Ammocoeteslarven von 12,5 cm Länge fand SCOTT ein kleines Divertikel am hinteren unteren Ende der Riechgrube, am Uebergang in den Hypophysenkanal, das sich ebenfalls in 2 Säcke teilt. Ein Stadium von 15,5 cm Länge zeigt dieselben (s. Fig. 8) als caudale Verlängerungen der Nasensäcke, nicht mit Sinnesepithel bekleidet und dorsal vom lumenlosen Hypophysengang gelegen. Erst nach der Metamorphose bilden sich aus diesen Ausstülpungen Drüsen, die sich unter der Nasenhöhle, aber im Bereich der Nasenkapsel finden. SCOTT vergleicht dies Gebilde, entschieden mit Unrecht, mit dem JAKOBSON'schen Organ der Amnioten.

b) Myxinoiden.

Bei dem Myxinoiden Bdellostoma geht nach v. KUPFFER die erste Anlage des Riechorgans an wesentlich anderer Stelle vor sich als beim Neunauge: die auch hier einheitliche mediane Plakode entsteht schon, bevor das Gehirn sich vom Ektoderm völlig abgeschnürt hat, und zwar ventral von dem offenen Neuroporus, wie beifolgende Kopie zeigt (s. Fig. 9).



Fig. 9. Schnitt durch den Vorderkopf eines Bdellostoma-Embryos von 1 cm Länge, nach KUPFFER (1900). *Np* Neuroporus. *R* Riechplatte.

Die weitere Ausbildung — Verbindung mit der Hypophyse, Einsenkung — unterscheidet sich nicht von den bereits für Petromyzon dargestellten Verhältnissen. Der Blindsack ist an-

fangs von der Einstülpung der Hypophyse durch einen ziemlich beträchtlichen Zwischenraum getrennt. Während sich an letzterer interessante Vorgänge abspielen — Abschluß des Blindsackes vom ventral gelegenen Darm durch 2 median sich vereinigende Falten, Archipalatum, Umgestaltung der Rinne zu einer beiderseitig offenen Röhre, deren hinteres Ende obliteriert und sich sekundär wieder öffnet —, spalten sich vom stark verlängerten Nasensack 2 vordere blinde Ausstülpungen ab, und auch weiter caudal zeigt ein ventrales Septum eine Zweiteilung an (s. Fig. 10). Weiterhin mündet das Geruchsorgan in den Hypophysengang. Nach PRICE (1896) teilt sich jeder der Blindsäcke in 3—4 sekundäre Taschen.



Fig. 10. Schnitt durch die Nasensäcke (*N*) eines älteren Bdellostoma-Embryos, nach KUPFFER (1900).

Monorhinie und Amphirhinie.

Um diese eigentümliche von Beginn an bestehende Unpaarigkeit des Riechorgans der Cyclostomen mit dem bei Gnathostomen stets bilateralen Auftreten in Einklang zu bringen, sind von verschiedenen Autoren Hypothesen aufgestellt worden.

Die weiteste Verbreitung hat die von v. KUPFFER in verschiedenen Schriften verteidigte gewonnen.

v. KUPFFER verlegt, wie erwähnt, die Riechplakode des Ammocoetes an die Stelle des letzten Zusammenhangs zwischen Ektoderm und Gehirn und homologisiert diese Anlage mit der KÖLLIKER'schen Flimmergrube am vorderen Neuroporus des Amphioxus. Zu dieser medianen Verdickung sollen bei Petromyzon später 2 seitliche Plakoden hinzukommen, die dem Lanzettfischchen fehlen. Auch bei Gnathostomen findet v. KUPFFER am vorderen Neuroporus eine Ektodermanschwellung, welche er der unpaaren Anlage der Neunaugen gleichsetzt; doch schwindet diese bald, und die seitlichen Riechfelder lassen hier allein das Sinnesorgan hervorgehen. Somit wäre eine vollständig befriedigende Entwickelungsreihe für die verschiedenen Formen der Riechorgane der Wirbeltiere gefunden: Amphioxus ist rein monorhin, Petromyzon ist es anfangs gleichfalls, bildet dann aber den Uebergang, indem eine unpaare und 2 paarige Anlagen in der Bildung der Nase aufgehen, und auch die Gnathostomen machen erst ein Monorhiniestadium durch; ihre Amphirhinie tritt erst später ein und ist vollständig, indem die mediane Plakode sich nicht mehr am Aufbau des Sinnesorgans beteiligt.

Dieser so geistreichen Hypothese ist entgegenzuhalten:

1) daß nach v. KUPFFER selbst die unpaare Riechplatte bei Bdellostoma ventral vom Neuroporus entsteht und bei Petromyzon erst nach Abschnürung des Medullarrohrs angelegt wird (LUBOSCH), daß also eine Homologie mit der Flimmergrube des Amphioxus unmöglich ist,

2) daß die für die Theorie geforderten paarigen Riechplakoden des Ammocoetes nicht bestätigt worden sind,

3) endlich, daß die bei vielen Wirbeltierembryonen in Erscheinung tretende Neuroporusverdickung — ich konnte sie bei Acanthias, Lacerta (s. Fig. 40, *W*; in Fig. 1 ist ihre Ausdehnung durch eine gestrichelte Linie angegeben) und in modifizierter Form bei Gallus und Sus nachweisen — zeitlich zum Auftreten der paarigen Riechfelder in wechselndem Verhältnis steht und nicht den Charakter einer Sinnesplakode trägt, also mit einer unpaaren Geruchsanlage nichts zu thun hat. Sie ist als Stauungswulst aufzufassen, welcher durch die sich schnell entgegenwachsenden Lippen des Neuroporus entsteht, wie ähnliche Verdickungen auch beim Schluß der Linse und des Ohrgrübchens in der Epidermis zurückbleiben.

Somit ist v. Kupffer's Hypothese von der primären Monorhinie der Gnathosomen zurückzuweisen, und ebenso ist eine Homologisierung der unpaaren Riechanlage der Cyclostomen mit der an anderer Stelle sich entwickelnden Neuroporusflimmergrube des Amphioxus unmöglich.

Dies fühlte auch Legros und ließ bei seiner Deutung die Lage des Neuroporus ganz außer acht. Indes ist auch sein Vergleich nicht anzunehmen, aus Gründen, die bereits oben angegeben wurden.

Der von Anfang an doppelte Riechnerv der Cyclostomen legt dagegen den Gedanken sehr nahe (Scott), daß dieselben von amphirhinen Tieren abstammen, daß also die Urform des Riechorgans, wie die der Linse und des Ohres, eine bilaterale war. Die Monorhinie entwickelte sich sekundär, vielleicht in Verbindung mit dem Parasitismus dieser Tiere. Auffallend ist allerdings, daß sich im peripheren Organ, in seiner frühesten Anlage wenigstens, keine Andeutung eines bilateralen Baues zeigt. Bald scheidet sich zwar das Organ in 2 Kammern, doch muß man gestehen, daß ein entwickelungsgeschichtlicher Beweis für obige Annahme noch nicht zu erbringen ist.

Calberla nimmt zwar an, daß die Nase des Neunauges von Anfang an paarig ist, doch hat er sicher nur spätere Entwickelungsstadien (15. Tag) untersucht.

Somit ergiebt sich, daß Amphioxus kein Homologon des Riechorgans der Cranioten besitzt, wie ihm auch ein solches für Auge und Ohr fehlt, und daß die Unpaarigkeit der Cyclostomennase wahrscheinlich als sekundär anzusehen ist, daß somit die Nase wie Linse und Ohr von Beginn an ein paariges Organ war.

II. Amphirhinie.

1. Selachier.

Bei Acanthias läßt sich, noch bevor eine Andeutung der Linsenverdickung sichtbar wird (3 mm Länge), zu beiden Seiten des offenen Neuroporus, an der Dorsalseite des Kopfes gelegen und zugleich seitwärts schauend, eine unscharf begrenzte Plakode erkennen, die von den Lippen der genannten Oeffnung deutlich getrennt ist (Berliner). Als erste Anlage des Riechfeldes dokumentiert sie sich dadurch, daß die Zellen wie bei allen Sinnesplakoden eine cylindrische Gestalt annehmen und ihre Kerne auf der Mesodermseite tragen, so daß ein kernloser Protoplasmasaum sich auf der freien Fläche findet.

Die Zellplatte verdickt sich durch Vermehrung ihrer Elemente und senkt sich bald zu einer mit scharfer Spitze nach innen und dorsal gerichteten Bucht ein (s. Fig. 11). Diese Grube vertieft sich beträchtlich und weitet sich besonders nach der Kopfspitze zu aus, so daß bei einem Embryo von 25 mm Länge ein tiefer, fast glattwandiger Blindsack entstanden ist, der von dem in Fig. 12 dargestellten Organ (Acanthias, 27 mm Länge) in seiner Gestalt wenig verschieden ist: die den Eingang einengenden seitlichen Falten sind noch nicht gebildet, dagegen deuten leichte Unebenheiten der inneren Wand des Epithels den Beginn der SCHNEIDER'schen Falten (s. u.) an.

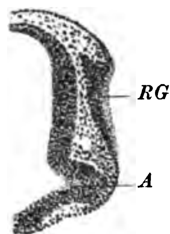


Fig. 11.



Fig. 12.

Fig. 11. Schnitt durch den Vorderkopf eines Acanthias-Embryos von 8,2 mm Länge. Vergr. 50 : 1. *A* Augenblase. *RG* Riechgrube.

Fig. 12. Modell des rechten Geruchssackes eines Acanthias-Embryos von 27 mm Länge, von außen. Nach BERLINER (1902). *m* medialer, *l* lateraler Wulst. *SF* SCHNEIDER'sche Falten. Gestrichelt die Grenze zwischen Sinnes- und indifferentem Epithel.

Die Lage des Riechorgans verändert sich erheblich. Von der Dorsalseite des Kopfes wandert die seichte Grube allmählich lateral und mit dem Tieferwerden auf die ventrale Seite hinab, auf welcher sie liegen bleibt, bei Acanthias nahe an der Spitze, bei anderen Selachiern mehr dem Munde zu gerückt.

In dem modellierten Stadium der Fig. 12 stellt sich das Geruchsorgan als ein umfänglicher Blindsack dar, der allein durch aktive Einsenkung der ursprünglichen Sinnesplatte entstanden ist, da er in seiner ganzen Ausdehnung aus Riechepithel besteht und das deutlich abzugrenzende indifferente Epithel des Kopfes nur bis an seine Mündung heranreicht; eine schwarz gestrichelte Linie giebt in der Figur die Grenze beider Zellarten wieder. Der Geruchsack besitzt eine etwa rhombisch gestaltete Innenfläche, welche dem Gehirn anliegt; ihr größter Teil fällt auf den tiefen apikalen Blindsack, an welchen der Riechnerv herantritt; nach dem Mund zu läuft die Einsenkung flach aus. Dort liegt demnach der schmale Eingang in das Organ, der schräg gelagert ist, — er neigt sich der Medianen zu etwas nach hinten, — und durch 2 seitliche knopfförmige Hervorragungen bisquitförmig eingeschnürt wird.

Diese Gestalt behält das Geruchsorgan während der weiteren Ausbildung im Prinzip unverändert bei, nur die den Eingang verengenden Falten wachsen einander entgegen, bis sie sich als dünne Lappen überlagern und eine unvollkommene Scheidung der Oeffnung in zwei hervorbringen, wodurch der Sinnesbezirk zugleich in geschützte Tiefe verlagert wird. HIS (A. L. III, 11, 1892) hat diese medialen und lateralen Zipfel als inneren Nasenfortsatz und Oberkiefer-

fortsatz bezeichnet, während KEIBEL den letzteren richtiger lateralen Nasenfortsatz nennt. Ueber ihr Verhalten zu den gleich benannten Gebilden der Amnioten wird am Schlusse berichtet (S. 35 u. 75).

Im Inneren des Riechsackes sind während dieser Vorgänge wichtige Veränderungen vor sich gegangen. Während die Innenwand des Organs eines 25 mm langen Acanthias-Embryos noch fast völlig glatt war, läßt das wenig ältere modellierte Stadium an der Innenseite eine Reihe niedriger, parallel gestellter schmaler Erhebungen erkennen, die sich auf dem Schnitt (s. Fig. 13) als Falten des Sinnesepithels kundgeben (SCHNEIDERsche Falten). Sie entstehen aus hohlen Einwucherungen des Epithels und zwar völlig unabhängig vom Mesodermgewebe, das erst sekundär in die Erhebungen einwandert (BERLINER).

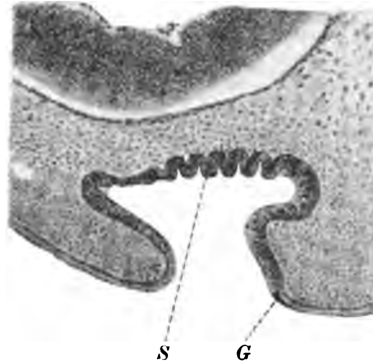


Fig. 13. Schnitt durch das Geruchsorgan eines Acanthias-Embryos von 27 mm Länge. Vergr. 50:1. Nach BERLINER (1901). *G* Grenze zwischen Sinnes- und indifferentem Epithel. *S* SCHNEIDER'sche Falten.

Diese Faltenreihe liegt dem Eingang in die Riechgrube gerade gegenüber und zieht von der unteren medialen Ecke der rhombischen Innenfläche durch die große Diagonale nach der seitlichen Spitze zu. Sehr bald gesellt sich zu dieser ersten Reihe eine zweite, die unabhängig von jener entsteht und stets durch einen Streifen glatten Sinnesepithels von ihr geschieden ist. Sie zeigt sich zuerst an der stumpfen medialen, apikalen Ecke der Innenwand und nimmt in der Folge den oberen, der Kopfspitze zu gelegenen Abschnitt des Geruchsorgans ein, während die zuerst angelegte sich über den unteren Teil verbreitet.

Die SCHNEIDER'schen Falten, anfangs niedrig und in geringer Zahl vorhanden, werden immer mächtiger und vermehren sich auch beträchtlich, so daß sie, den ganzen Blindsack ausfüllend, bis an dessen Außenseite reichen, welche keine derartigen Komplikationen erleidet (s. Fig. 14).

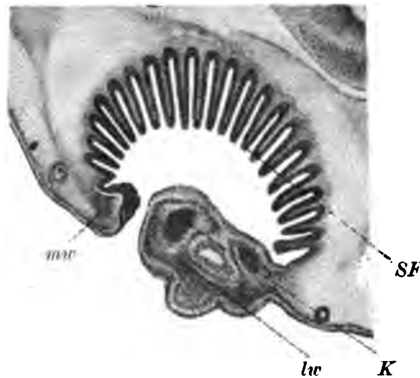


Fig. 14. Schnitt durch das Geruchsorgan eines Acanthias-Embryos von 47 mm Länge. Vergr. 50:1. Nach BERLINER (1902). *K* Knorpel. *mw* medialer, *lw* lateraler Wulst. *SF* SCHNEIDER'sche Falten.

Auch die anderen daraufhin untersuchten Haifische, Pristiurus und Spinax, besitzen 2 Reihen von Falten, die in ähnlicher Weise übereinander liegen. Bei Pristiurus, bei welcher Form die zweite Reihe anfangs rein medial gelagert ist, stehen beide Gruppen im caudalen medialen Winkel miteinander in Zusammenhang, hier schon von Anfang an.

Durch diese Erhebungen wird eine außerordentliche Vergrößerung der percipierenden Fläche bedingt; vermehrt wird dies noch dadurch, daß die hohen Falten in späteren Stadien kleine Seitenäste treiben können (Mustelus, Acanthias), wodurch der Schnitt ein äußerst zierliches Bild darbietet. Sie stellen übrigens eine nur den Selachiern zukommende Einrichtung dar.

2. Teleostier.

Die folgenden Angaben über die Entwickelung des Geruchsorgans der Knochenfische beziehen sich auf Salmoniden, die einzige Familie, über welche sich in der Litteratur unser Gebiet berührende Berichte vorfinden, die allerdings nur kurz und unvollständig sind (HOFFMANN, HIS, HOLM).

Die erste Andeutung des Riechorgans kann man bei der Forelle schon im Stadium IX (KOPSCH, 18 Ursegmente) erkennen. In den dichten Ektodermmassen, die an der Kopfspitze des Embryo im Winkel zwischen dem soliden Gehirn und der eben ihr Lumen erhaltenden Augenblase eingeklemmt sind, zeichnen sich die dem Nervenrohr anliegenden Zellen durch längliche Kerne und rege Teilungsprozesse aus, so daß man in ihnen die Anlage der künftigen Riechplatte vermuten darf. Wenn später die ektodermalen Zellmassen an Mächtigkeit verloren haben, erkennt man in der That an derselben Stelle die Sinnesschicht des Ektoderms, das sich bekanntlich bei Teleostiern bereits vor Anlage der Sinnesorgane in 2 Lagen spaltet, in einem ziemlich scharf begrenzten Bezirk zu langen Elementen umgestaltet und in mehrere Schichten angehäuft. Diese „Riechplatten" liegen der Augenblase und dem Gehirn eng an (s. Fig. 15), sind aber voneinander durch indifferentes Epithel getrennt. Die Deckschicht zieht unverändert über diese Anlage hinweg und beteiligt sich nicht an derselben, wie sie auch zur Bildung von Linse und Ohrblase nicht herangezogen wird.

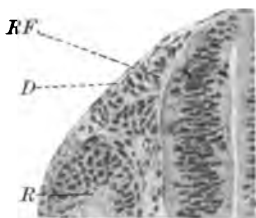


Fig. 15. Querschnitt durch das Riechfeld eines Forellen-Embryos, Stadium XI (KOPSCH 1898). Vergr. 200 : 1. *D* Deckschicht. *RF* Riechfeld. *R* Retina.

Allmählich schiebt sich das Mesoderm nach der Spitze des Kopfes zu vor und drängt die sich schnell verdickenden Sinnesplatten erst von den Augenblasen und dann vom Gehirn los, so daß dieselben sich schärfer aus ihrer Umgebung herausheben. Ihre Elemente ordnen sich knospenförmig an: die tiefer gelegenen Zellen bewahren ein rundliches Aussehen, während die peripheren sich zu langen Spindeln ausziehen, welche ihre Kerne basalwärts tragen und einen breiten kernfreien Protoplasmasaum zeigen (s. Fig. 16).



Fig. 16. Schnitt durch die Riechknospe eines Forellen-Embryos von 7 mm Länge. *D* Deckschicht. *G* Gehirn. *Rk* Riechknospe, welcher eine degenerierte Deckschichtzelle aufliegt. *R* Retina. *S* Sinnesschicht.

Während dieser Vorgänge geht die Deckschicht, deren Zellen blasig aufgetrieben sind, über dem Riechepithel zu Grunde, so daß die

Sinnesschicht frei an der Oberfläche liegt. Diese Erscheinung kehrt überall wieder, wo allein die Sinnesschicht die Anlage des Riechorgans bildet: die Riechzellen müssen natürlich an die Oberfläche gelangen, um ihre Funktion ausüben zu können. Die Atrophie beginnt über der Mitte der Knospe und schreitet nach der Peripherie vor. Die obere Schicht hört scharf begrenzt am Rande der Riechplatte auf; anfangs zeigen allein versprengte in der Mitte der Anlage liegende Zellen (s. Fig. 16) oder Rudimente derselben sowie ein schwacher Pigmentsaum an, daß hier keine Verwachsung der beiden Schichten stattgefunden hat, sondern daß die obere zu Grunde gegangen ist.

Erst jetzt (Forellenembryo von 7 mm Länge) tritt in der Mitte des dicken, knospenförmigen Zellhaufens eine kleine Grube auf, sehr spät im Vergleich mit der Aushöhlung der Anlage bei anderen Tierklassen, aber durchaus im Einklang mit dem späten Erscheinen des Lumens im Nervenrohr und den anderen Sinnesorganen der Knochenfische, und zugleich beginnt das Organ seine Lage zu verändern. Die Grube vertieft sich immer mehr, teils durch weitere Aushöhlung des Sinnesbezirks, hauptsächlich aber infolge Ueberwölbung desselben durch die äußere Haut, deren Grenze durch die fest mit der Unterlage verwachsene und mit scharfen Rande aufhörende Deckschicht kenntlich ist.

Diese drei ineinander greifenden Prozesse der Wanderung des Organs, der Veränderungen in der umgebenden Epidermis und dem Sinnesepithel selbst sind aus praktischen Rücksichten getrennt zu behandeln.

In erster Anlage findet sich das Organ rein ventral gelagert, vor der weit hinten gelegenen Mundbucht, welcher auch die tiefste Stelle der Einsenkung zur Grube zusieht (His' Figuren geben dies nicht deutlich an). Allmählich wandert es nach der Seite, gelangt vor das Auge, rückt aber noch weiter und bleibt auf der Dorsalseite des Kopfes liegen (s. Fig. 17). Dabei dreht es sich so, daß der anfangs nach hinten der Mundbucht zu gelegene Pol nach unten und vorn gelangt und damit dem spitzenwärts wandernden Munde stets benachbart bleibt. Es ist für die Beurteilung der beiden Oeffnungen der Fischnase von Wichtigkeit, darauf hinzuweisen, daß trotz der Verlagerung von der Ventralseite nach dorsal die relative Lage zur Mundöffnung gewahrt wird. Ebenso ändert sich, wie bei allen Tierklassen, die Lage zum Gehirn; erst liegt das Organ im Bereiche desselben, dann spitzenwärts von ihm.

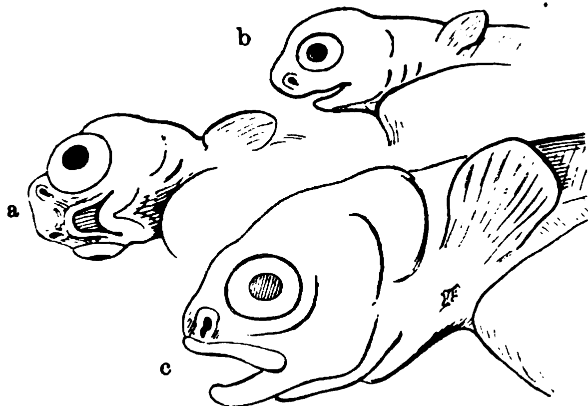


Fig. 17. Köpfe junger Lachsembryonen. Vergr. 10 : 1. Nach His (1892). a, b 12—14, c 20 cm lang.

Wie erwähnt, wird das Sinnesepithel durch Wucherung der umgebenden Partien in die Tiefe verlagert. Es wachsen von den beiden Seiten der längsgestellten Grube 2 Fortsätze aus, welche die Oeffnung des Riechorgans erst beengen, so daß es eine Sanduhrform annimmt, dann aber einander entgegenwachsen und verschmelzen (s. Fig. 17 u. 18), so daß die tief eingegrabene Grube 2 Oeffnungen erhält, die sich mit dem allgemeinen Längenwachstum des Organs und der deckenden Brücke voneinander entfernen und in verschiedener Weise differenzieren. Während die hintere Oeffnung meist ein einfaches Loch bleibt, bildet sich an der vorderen ein langer Einführungskanal heraus; über andere Bildungen giebt die vergleichende Anatomie Auskunft.

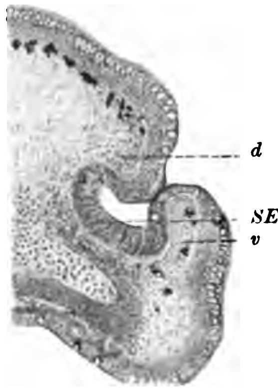


Fig. 18. Schnitt durch die Riechgrube einer Forelle von 19 mm Länge. *d* dorsale, *v* ventrale Falte, das Sinnesepithel *SE* in die Tiefe verlagernd.

Die Umbildnng der Grube zum Kanal geht also nicht, wie HOLM annahm, durch Durchbruch eines medial wachsenden Blindsackes vor sich, sondern, wie HIS abbildet, durch Ueberwachsen mittels zweier Falten. Diese haben anfangs Aehnlichkeit mit den gleichen Gebilden der Selachier und sind demnach mit den gleichen Namen innerer Nasenfortsatz und Oberkiefer- (HIS) resp. äußerer Nasenfortsatz (KEIBEL) bezeichnet worden. Mit letzterem Autor wäre die durch die Verwachsung dieser Processus gebildete Brücke als primitiver Gaumen zu bezeichnen; die dem Munde zu liegende vordere Oeffnung würde der Choane, die hintere der Apertura externa der Amnioten gleichzustellen sein. Doch muß man im Auge behalten, daß die erstere die Einströmungsöffnung darstellt, daß also die Richtung des durchfließenden Wassers die umgekehrte ist, wie die des Luftstromes, welcher durch die Nase der anderen Wirbeltiere streicht.

Innerhalb des Riechorgans gehen erst sehr spät Veränderungen vor sich; das gleichmäßig dicke Sinnesepithel kleidet die kugelförmige Einsenkung glatt aus, sein innerer Kontur zeigt als erste Andeutung einer Faltung unregelmäßige Erhebungen, doch verändert sich die Gestalt des Organs noch bedeutend, ehe eine wahre Faltenbildung stattfindet.

Erst nach Schluß des primitiven Gaumens flacht sich der Kopf des Fischchens ab, und zugleich wird der dorso-ventrale Durchmesser des Geruchssackes niedriger. Der Grund desselben überholt die Substanzbrücke beim Wachstum und bildet einen kleinen apicalen und tieferen caudalen Blindsack.

In diesem caudalen Teil beginnt die Einfaltung des Sinnesepithels — noch Forellen von 15 mm Länge zeigen fast ganz glatte Wände. Zuerst entsteht durch Einsenken der seitlichen Teile des Epithels eine von vorn nach hinten streichende Falte, die anfangs nur den Bereich der Riechzellen in Mitleidenschaft zieht. Erst später wuchert Bindegewebe in sie hinein, und zu beiden Seiten der Hauptfalte bilden sich sekundäre Erhebungen (s. Fig. 19). Nun differenziert

sich das Epithel auf der Höhe der Einragungen und gestaltet sich zu niedrigen Zellen, allein in der Tiefe der Furche behält es den Charakter des Sinnesepithels. Die Falten werden langsam höher und zahlreicher, die durch sie getrennten Gruben enger; letztere nehmen eventuell die knospenförmige Gestalt an, welcher Blaue eine so weittragende Bedeutung zugesprochen hat.

Ein großer Bereich des Riechsackes wird von dem eingestülpten indifferenten Epithel ausgekleidet; während die Riechzellen vorn den ganzen Boden ausfüllen, beschränken sie sich im caudalen Teil auf einen mittleren Streifen (s. Fig. 19). Besonders wächst das Plattenepithel ventralwärts und bildet einen tiefen Blindsack, der das Geruchsorgan nach hinten zu überragt. An einem 5 cm langen Barsch konnte ich zwar von einem caudalen Blindsack nichts entdecken, doch auch hier bestand der ganze hintere Abschnitt der Nasenhöhle aus indifferentem Epithel.

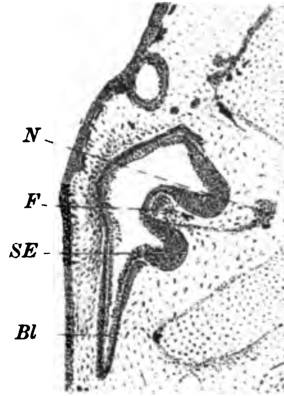


Fig. 19. Schnitt durch das Riechorgan eines jungen Salmoniden. Vergr. 60:1. *F* Falten der Riechschleimhaut, mit Sinnesepithel (*SE*) in den Buchten. *Bl* ventraler Blindsack. *N* Nerv.

Eine mediane Ausbuchtung des Riechsackes, die als Jakobson'sches Organ zu deuten wäre, wurde also bei Fischen nicht beobachtet. Alle Untersucher haben vergebens danach geforscht. Daß Winther 2 zwischen den Nasengruben liegende Schleimkanäle als solche Organe gedeutet hat, hat schon Sagemehl erkannt, und Winther's scharfe, zierliche Figuren lassen seinen Irrtum — der hier hoffentlich zum letzten Mal berichtigt wird — deutlich erkennen.

3. Ganoiden.

Die Ganoiden schließen sich in der Bildung ihres Riechorgans eng an die Knochenfische an. Auch bei ihnen spaltet sich das Ektoderm frühzeitig in eine Deck- und in eine Sinnesschicht.

a) Knorpelganoiden.

Die Angaben v. Kupffer's über das Auftreten einer sogenannten „medianen Riechplatte“ bei Acipenser können nach obigen Auseinandersetzungen übergangen werden (s. S. 13).

Salensky findet als erste Andeutung des Riechorgans beim Sterlet mit hohem Epithel ausgekleidete Gruben zu beiden Seiten der Vorderfläche des Gehirns und glaubt an ihrer Bildung beide Lagen des Ektoderms beteiligt. Doch kann man wohl mit Recht annehmen, daß die Entstehung der Geruchsgrübchen in der bei allen Wirbeltieren mit gespaltener Epidermis übereinstimmend gefundenen Weise statthat: daß die Verdickung sich allein auf Kosten der Sinnesschicht herausbildet und daß die Decklage atrophiert.

In dieser einfachen Form besteht das Organ bis zum Ausschlüpfen des Fischchens. Die spätere Entwickelung, die Bildung der seitlichen

Nasenfalten, scheint, nach BALFOUR's in seinem Lehrbuch gegebenen Figuren zu schließen, von den bei den Teleostiern beschriebenen Verhältnissen nicht abzuweichen.

b) Knochenganoiden.

Bei Lepidosteus zeichnen BALFOUR und PARKER die Anlage des Riechorgans als eine bedeutende Verdickung der Sinnesschicht (s. Fig. 20); die über dieselbe unbeteiligt hinwegziehende Deckschicht, welche durch einen kleinen Hohlraum (Kunstprodukt?) von dem Riechepithel getrennt und an dieser Stelle merklich verdünnt ist, geht daselbst, wie die Autoren auch vermuten, zu Grunde. Die Umformung der Grube zu einem Kanal vollzieht sich, wie ich mich für Lepidosteus und Amia überzeugen konnte, in derselben Weise wie bei den Knochenfischen.

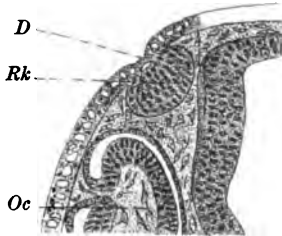


Fig. 20. Schnitt durch die Riechknospe eines Lepidosteus-Embryo vom 11. Tage. Nach PARKER und BALFOUR. *D* Deckschicht. *Rk* Riechknospe. *Oc* Auge.

4. Dipnoer.

Von Lepidosiren erwähnt KERR nur, daß die Nasensäcke durch sekundäre Aushöhlung solider Anlagen entstehen, ein Befund, der mit dem Auftreten der ebenfalls solid angelegten Ohrblase und den sehr engen Medullarfalten des Embryo in Einklang steht und an die Teleostier erinnert.

Genaueres teilt SEMON über die äußere Entwickelung der Nase des Ceratodus mit (s. Fig. 21). Die Riechgruben entstehen seitwärts von der Mundbucht; von ihnen ziehen Furchen oral, welche konvergierend (Fig. k) die Geruchsgrübchen in der Mittellinie durch eine Rinne verbinden. Doch gleicht sich (l) diese Furche bald aus, und die Geruchsgruben sind wieder voneinander getrennt. Sie laufen, von wulstartigen Rändern begrenzt, in eine medianwärts nach der Mundbucht ziehende Rinne aus (o_1). Während zwischen den Nasenanlagen die „Munddachplatten“, welche die Vomer- und Palatinzähne tragen sollen, hervorwachsen und die durchgebrochene Mundbucht durch einen hervortretenden Saum seitlich abgegrenzt wird, stellen sich die Nasenfurchen, die innen vor diesem Saum liegen, erst parallel



Fig. 21a und b. Ventralansichten von Köpfen von Ceratodus-Embryonen. s_1, und t nach Wegnahme des Unterkiefers. Nach SEMON (1893).

und werden dann in eine nach den Mundwinkeln auslaufende Richtung abgelenkt. Ihre Ränder rollen sich in der Mitte der Rinne ein (s_1) und verwachsen miteinander (t), so daß jetzt eine äußere und innere Nasenöffnung durch eine in der Gegend des oberen Mundrandes gelegene Brücke geschieden sind. Ein JAKOBSON'sches Organ hat SEMON nicht gefunden.

Der Entwickelungsvorgang ähnelt also dem bei den Knochenfischen erwähnten mit der Ausnahme, daß bei Ceratodus beide Nasenöffnungen auf der Ventralseite des Kopfes liegen und die innere in den Bereich des Mundes fällt. Dies ist ja notwendig, da hier zum ersten Mal in der Tierreihe die Nase (nach SEMON wahrscheinlich) zur Respiration in Beziehung tritt.

Ueber die innere Entwickelung des Riechorgans sowie die Bedeutung der die Nasengruben anfangs verbindenden Rinne kann erst eine mikroskopische Untersuchung Aufschluß geben.

5. Amphibien.

Ueber die Entwickelung der Nasenhöhle der Amphibien existiert eine verhältnismäßig reiche Litteratur; BORN, BURCKHARDT (1891), SEYDEL (1895), BAWDEN, BRAUER, SARASIN haben ziemlich eingehende Berichte über einzelne Formen gegeben. Doch beschrieben sie nicht den ganzen Entwickelungsgang, sondern beschränkten sich meist auf Untersuchung älterer Embryonen. Nur GOETTE hat in seinem großen Werk über die Unke fast alle Stadien berücksichtigt, und in jüngster Zeit veröffentlichte HINSBERG Mitteilungen, welche die vollständige Bildung des Geruchsorgans bei den Hauptformen der Lurche umfassen.

Alle 3 Amphibienfamilien — Urodelen, Gymnophionen und Anuren — besitzen bekanntlich eine aus 2 Lagen zusammengesetzte Epidermis; daher entsteht das Riechgrübchen, wie bei den Knochenfischen, allein durch Wucherung der inneren, der Sinnesschicht, über welcher die Deckschicht atrophiert.

Gemeinsam ist ferner, daß das Geruchsorgan, wie vielleicht schon bei den Dipnoern, in den Dienst der Atmung tritt und so Beziehungen zum Mund erhält: die hinteren Nasenöffnungen, die Choanen, liegen also innerhalb der Mundhöhle, und zwischen diesen und den Aperturae externae spannt sich ein wahrer, einen Teil des Munddaches bildender Gaumen aus. Doch ist die Entstehungsgeschichte dieser Choanen ganz abweichend von der bei Dipnoern oder Amnioten sich findenden (s. S. 34), verschieden selbst bei den einzelnen Amphibienklassen, so daß eine getrennte Besprechung der 3 Ordnungen berechtigt erscheint.

Mit diesem eigentümlichen Bildungsprozeß hängt auch zusammen, daß von Nasenfortsätzen, wie sie schon bei den Fischen erwähnt wurden und bei den Amnioten wiederkehren werden, entgegen früheren Angaben nichts in Erscheinung tritt.

Ich beginne, meist im Anschluß an HINSBERG's Ausführungen, mit der Beschreibung der einfacheren Verhältnisse bei den Urodelen, an welche sich die komplizierteren der Anuren gut anschließen; erst zum Schluß berücksichtige ich die zu den Schwanzlurchen gehörigen Cäcilien, da sie gerade in ihrer Nasenbildung bemerkenswerte Abweichungen darbieten.

a) Urodelen.

Innerhalb der Klasse der geschwänzten Amphibien geht, wenn wir von den Gymnophionen absehen, die Entwickelung des Geruchsorgans in ziemlich gleichmäßiger Weise vor sich; soweit wir in dieser Hinsicht über die Perennibranchiaten unterrichtet sind — von Derotremen fehlt uns jede Kenntnis —, unterscheiden sie sich nicht von Triton, auf den ich mich daher fast ausschließlich beschränken darf.

Die erste Anlage des Riechorgans erscheint bei Triton taeniatus (von 2,4 mm Länge) und Amblystoma noch vor Kenntlichwerden einer Linsenverdickung als Wucherung der Sinnesschicht des Ektoderms; die Deckschicht läuft auch hier unverändert über diese Anlage hin. Dieselbe liegt ziemlich weit hinter der Kopfspitze, ventral und etwas seitlich gerichtet, und bildet eine zufolge der geringen Bindegewebsentwickelung im Vorderkopf der Urodelen zwischen Gehirn und Augenblase eingezwängte knopfförmige Verdickung (s. Fig. 22).

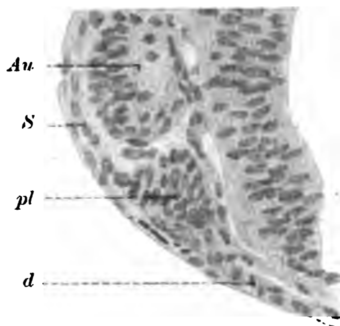


Fig. 22.



Fig. 23.

Fig. 22. Horizontalschnitt durch die Geruchsplatte einer Tritonlarve von 2,6 mm Länge. Nach HINSBERG (1901). *Au* Auge. *d* Deckschicht. *pl* Geruchsplatte. *S* Sinnesschicht.

Fig. 23. Larve von Triton taeniatus. Vergr. 25:1. Nach HINSBERG (1901). Kopf von vorn. *Gr* Geruchsgrübchen.

Sehr deutlich ist zu beobachten, daß die Decklage über den Sinneszellen atrophiert — in Fig. 22 ist die beginnende Atrophie über der Riechplatte bereits bemerkbar — so daß letztere frei an der Oberfläche sichtbar werden (HINSBERG), und damit wird eine Grübchenbildung eingeleitet. Das Organ bildet in diesem Stadium bereits einen beträchtlichen Zellkomplex. Zugleich wandert es weiter ventral, die Vertiefung sieht also gerade nach unten. Eine Rinne, welche dieselbe mit der Mundbucht verbindet und an die Verhältnisse bei den Amnioten erinnerte, ist nicht zu entdecken (s. Fig. 23), die Choane bildet sich auf einem völlig anderen Wege.

Während nämlich der Vorderdarm rasch nach der Kopfspitze zu wächst, wuchert ihm das hintere solide Ende der Geruchsplatte frei durch das Mesoderm, welches unterdes eine beträchtliche Vermehrung erfahren hat, entgegen, bis sich die beiden Gebilde treffen und miteinander verwachsen (s. Fig. 24). Diese Begegnung wird durch die schon mehrfach erwähnte Verschiebung des Gehirns nach hinten, welche das anfangs runde Kopfende zuspitzt, erleichtert: ursprünglich dorsale, dem Centralorgan angelagerte Teile der Sinnes-

knospe werden dadurch nach hinten gezogen, gewissermaßen umgeklappt, wodurch das Grübchen, das sich in frühen Stadien an der Grenze zwischen mittlerem und hinterem Drittel der Geruchsanlage fand, viel weiter apical in derselben zu liegen kommt. Diese Grube vertieft sich einmal dadurch, daß mit der Verschiebung indifferentes Epithel, die Ventralseite des Riechsackes bildend, einbezogen wird, dann im hinteren Abschnitt durch Dehiscenz der Zellen; letztere schreitet von vorn nach hinten zu fort, bis das blindsackförmige Lumen hinter der noch nicht gerissenen Rachenmembran in den Vorderdarm durchbricht, wodurch der Blindsack zu einem Kanal umgestaltet wird. Die so gebildete Choane liegt aber im Bereich des Entoderms, also viel weiter nach hinten als bei Fischen und Amnioten, und entsteht nicht durch Ueberwölbung einer Rinne, sondern durch Durchbruch eines Blindsackes.

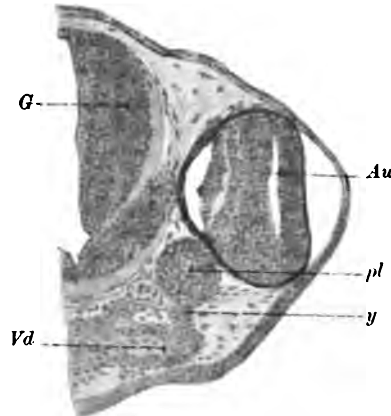


Fig. 24. Horizontalschnitt durch das hintere Ende der Geruchsplatte (*pl*), welche bei *y* mit dem Vorderdarm (*Vd*) zusammenhängt, von einer Tritonlarve von 7 mm Länge. Vergr. 80 : 1. Nach HINSBERG (1901). *Au* Auge. *G* Gehirn.

Die Wände des Kanals tragen vielschichtiges Riechepithel mit Ausnahme der ventralen, welche aus indifferenten Zellen besteht; eine Grenze zwischen dem durch Einstülpung und durch Dehiscenz entstandenen Teil des Hohlraums ist nicht zu ziehen, doch ist trotz dieser Gleichförmigkeit die doppelte Entstehungsweise außer Frage, so daß im hinteren Abschnitt auch Sinnesepithel den Charakter des indifferenten angenommen hat; bei Anuren werden wir auf klarere Verhältnisse stoßen. Im Bereich der einschichtigen ventralen Wand liegt die Choane.

Während der Choanenbildung haben sich beträchtliche Wachstumsverschiebungen abgespielt. Der Kopf spitzt sich weiter zu und verlängert sich. Damit ist auch der Riechsack in die Länge gewachsen; während seine caudalen Teile vorerst noch in der Gegend der Augenblase und des vorderen Gehirnpols liegen bleiben, rücken die vorderen Partien ganz

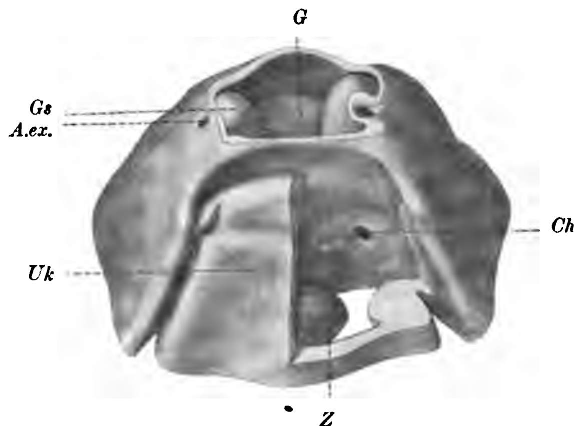


Fig. 25. Modell des Kopfes einer Tritonlarve von 8,5 mm Länge. Vergr. 50 : 1. Nach HINSBERG (1901). Ventralansicht. *A.ex.* Apert. externa. *Ch* Choane. *Gs* Geruchssack. *G* Gehirn. *Uk* Unterkiefer. *Z* Zunge.

an die Kopfspitze vor; es findet gewissermaßen ein Vorschieben der ventralen Teile statt, wodurch die erst apical gelegenen Massen nach hinten und dorsal verlagert werden, ein Vorgang, der auch hier damit endet, daß schließlich das ganze Riechorgan apical vom Gehirn liegt. So gelangen die äußeren Nasenöffnungen an die Kopfspitze und müssen, da sie an der schmalen Ventralseite nicht Platz finden, sich seitlich lagern (s. Fig. 25).

Durch diese Seitwärtsverlagerung der Aperturae externae wird eine Drehung des Riechorgans um die Längsachse nötig; während das orale Ende durch die Verwachsnng mit dem Vorderdarm gewissermaßen festgehalten wird, dreht sich der vordere Abschnitt so, daß die rein ventral gelegene, indifferentes Epithel tragende Wand immer mehr nach der Seite rückt. Verfolgt man diesen Streifen also von hinten nach vorn, so findet man ihn erst noch rein ventral, dann wendet er sich aber ventrolateral, um endlich rein seitlich zu liegen (Burckhardt, Hinsberg; s. Fig. 26).

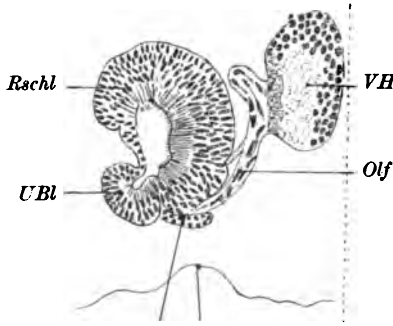


Fig. 26. Triton alpestris, 18 mm, Larve, Geruchssack. Querschnitt. Vergröß. 60 : 1. Nach Burckhardt (1891). *Mds* Mundschleimhaut. *Olf* Olfactorius. *Rschl* Riechschleimhaut. *UBl* unterer Blindsack. *UNDr* untere Nasendrüse. *VH* Vorderhirn.

Dies ist wichtig zur Beurteilung des (einzigen) Blindsackes, der das Riechorgan von Triton kompliziert. Dieser untere Blindsack, Hinsberg (Jakobson'sches Organ, Burckhardt, Seydel) nimmt seinen Ausgang vom Sinnesepithel des medialen unteren Winkels, hart an der Grenze des einschichtigen Streifens. Sehr bald indes wird der ein feines Lumen enthaltende Blindsack mit der Achsendrehung des ganzen Organs auf die Seite verlagert (s. Fig. 26), erst in seinem vorderen Abschnitt, dann auch in den caudalen Partien. Er wächst nach hinten und endet kuppelförmig an der Choane, erscheint so als laterale Ausstülpung des Riechsackes, ist aber genetisch als mediale anzusehen.

Erst gegen Ende der Metamorphose verliert er seine hintere scharfe Abgrenzung und geht in eine seichte Rinne an der seitlichen Nasenwand über.

Das Lumen der Nasenhöhle wird im Laufe der Entwickelung bedeutend weiter; sein Querschnitt bleibt im vorderen Teil rundlich, weiter hinten gewinnt er eine querovale Form. Spitzenwärts vom unteren Blindsack mündet der Thränennasengang lateral in die Nasenhöhle ein und bildet in späten Stadien eine seitliche Rinne auch im vorderen Abschnitt des Riechorgans.

An der Apertura externa entsteht durch Einbeziehung von Epidermis ein Einführungsgang, der sich von der Seite her in den Geruchssack öffnet. Auch im Bereich der Choane gehen Veränderungen vor sich. Die Oeffnung selbst wird weiter und seitlich von einer nach hinten verstreichenden „Gaumenfalte“ überwölbt;

die durch sie hervorgerufene Gaumenrinne setzt sich nach vorn in die seitliche Nasenrinne und den unteren Blindsack fort (s. Fig. 27).

Das vordere Ende des unteren Blindsackes läßt nach medial eine „untere Nasendrüse“ aussprossen (s. Fig. 26), die sich an der medialen Seite des Organs ausbreitet. Andere kleine, BOWMAN'sche Drüsen wachsen später von verschiedenen Stellen der Mucosa aus, eine größere vordere Nasendrüse mündet in der Gegend des Thränenganges.



Fig. 27. Salamandra maculata in der Metamorphose. Gaumenfläche. Vergr. 7 : 1. Nach SEYDEL (1895). *Ch* Choane. *GF* Gaumenfortsatz.

Somit hat das Organ die Gestalt der Nase des erwachsenen Tieres angenommen; weitere Veränderungen betreffen nur Größenverhältnisse; endlich bildet sich noch caudal von der Choane eine Kuppel des Riechsackes aus, an welche die Aeste des Nervus olfactorius herantreten.

Daß das Riechepithel bei verschiedenen Formen sich in knospenähnliche Abteilungen gliedert, ist schon oben (s. S. 5) erwähnt worden. Hier mag noch darauf hingewiesen werden, daß sich das Sinnesepithel stellenweise zu respiratorischem umgestaltet, so daß der anfangs einheitliche Sinnesbezirk sich in verschiedene unzusammenhängende Teile spalten kann. So hängt das Riechepithel des unteren Blindsackes bei Salamandra mac. im Stadium der Metamorphose noch mit dem der Haupthöhle zusammen, während es sich beim erwachsenen auf das äußerste Ende der breiten Nasenrinne zurückgezogen hat und auch die mediale Wand des Geruchsorgans nur noch am vordersten Ende bekleidet (SEYDEL).

b) Anuren.

Froschlarven von 2,3—3 mm Länge lassen vor Anlage der Linse am Vorderende des Kopfes genau nach der Seite gerichtet 2 nicht miteinander zusammenhängende Wucherungen der inneren Zellschicht erkennen: die beiden Riechplatten. Noch bevor diese eine beträchtliche Dicke erreicht haben, bildet sich in ihrem Bereiche eine flache Delle. In derselben scheint die einschichtige Decklage, welche anfangs gut von der Sinnesschicht abzugrenzen war, mit ihrer Unterlage zu verschmelzen, was GOETTE und CORNING zu der irrigen Annahme verleitete, daß das Geruchsorgan der Frösche aus der gesamten Epidermis seinen Ursprung nähme. Doch zeigt ein genaueres Studium stets eine Grenze zwischen beiden Lagen und lehrt, daß die Deckschicht

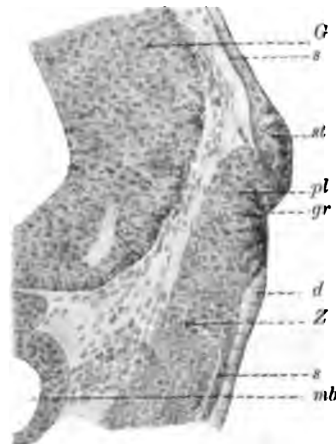


Fig. 28. Horizontalschnitt durch die Geruchsplatte einer Larve von Rana fusca von 5 mm Länge. Vergr. 150 : 1. Nach HINSBERG (1901). *d* Deckschicht. *G* Gehirn. *gr* Geruchsgrübchen. *mb* Mundbucht. *pl* Geruchsplatte. *s* Sinnesschicht. *st* Stirnstreifen. *Z* Zapfenförmige Verlängerung der Geruchsplatte.

auch hier atrophiert (HINSBERG), während ihr Pigment sich allein erhält und in die nun frei liegende Geruchsplatte aufgenommen wird. Deutlich beweisen dies spätere Stadien, bei welchen die Hüllschicht dicht am Rande der Sinnesgrube aufhört (s. Fig. 28). Es unterscheidet sich also das Geruchsorgan in keiner Weise von den homologen Bildungen der Linse oder des Ohres, die ebenfalls nur aus der Sinnesschicht entspringen.

Die Anlage des Geruchsorgans verläßt auch mit Tieferwerden des Grübchens ihre seitliche Stellung nicht; eine zum Mund führende Rinne, wie sie GOETTE bei der Unke abbildet, ist bestimmt nicht vorhanden (Fig. 29), in Einklang mit dem Befunde bei Triton. Auch sei gleich erwähnt, daß die Riechgruben mit dem quer über den

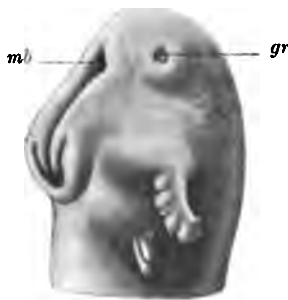


Fig. 29.

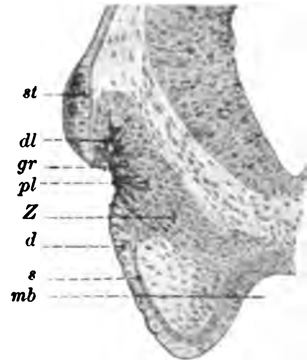


Fig. 30.

Fig. 29. Kopf einer Larve von Rana fusca von fast 6 mm Länge. Vergr. 25:1. Nach HINSBERG (1901). Bezeichnung wie Fig. 28.

Fig. 30. Horizontalschnitt durch die Geruchsplatte einer Froschlarve von 6 mm Länge. Vergr. 80:1. Nach HINSBERG (1901). *dl* dorsales Lumen. Uebrige Bezeichnungen wie Fig. 28.

Vorderkopf ziehenden „Stirnstreifen“, zu dem allein die Deckschicht das Material liefert, und den KUPFFER fälschlich als unpaare Riechplacode auffaßt, in keiner Beziehung stehen; sie liegen ventral von diesem Gebilde, dessen Bedeutung einstweilen noch unbekannt ist (s. PETER 1901).

Das Epithel der Geruchsgrube verdickt sich und strebt ebenfalls dem Vorderdarm zu. Da die Anlage aber bei den Fröschen rein seitlich gerichtet ist, so kann eine einfache Wucherung wie bei den Urodelen nie das Entodermrohr erreichen; daher erstreckt sich das Wachstum besonders auf den ventralen Teil, der sich nach ventral und caudal zapfenartig verlängernd sich dem Darm nähert (s. Fig. 30) und mit ihm verschmilzt. Die Zellen dieses soliden Zapfens werden bald durch Dehiscenz in zwei Lager geschieden: eine dünne laterale und eine vielschichtige mediale Wand fassen ein anfangs ganz schmales und aus nicht miteinander zusammenhängenden Spalten bestehendes „ventrales Lumen“ zwischen sich; dieses wird einheitlich und weiter und bricht nach dem Durchreißen der Rachenmembran hinter deren Resten in den Vorderdarm durch, so daß auch hier ein Nasenkanal entstanden ist, dessen hintere Oeffnung, die Choane, im Bereich des Entoderms liegt (s. Fig. 31).

Wie bei Urodelen trägt die seitliche Wand dieses Rohres niedriges indifferentes Epithel, das aber aus der gemeinsamen Sinnesplatte hervorgegangen ist.

Der ganze Hohlraum des embryonalen Riechorgans begreift drei Portionen in sich. Ein feines „dorsales Lumen“ entsteht bereits vor dem ventralen (s. Fig. 30) ebenfalls durch Dehiscenz am oberen, dorsalen Pol der Geruchsplatte; dann grenzt sich dieser Teil bald vom übrigen Sinnesorgan ab und bildet einen halbkugeligen Knoten, dessen Zellen, stark pigmentiert, sich radiär um die feine Oeffnung gruppieren. Anfangs stellt es den mächtigsten Abschnitt der ganzen Anlage dar, bleibt aber im Wachstum zurück, wird von dem ventralen Teil des Geruchssackes, der sich medial und auch dorsal ausdehnt, überwuchert und an die Seite gedrängt („lateraler Appendix“, HINSBERG, s. Fig. 32 und 34), und bildet sich während der Metamorphose völlig zurück. Ein Homologon dieses Gebildes, welches BAWDEN zuerst entdeckte, fehlt den Urodelen, und daher auch jeder Anhalt für eine Erklärung seines Auftretens.

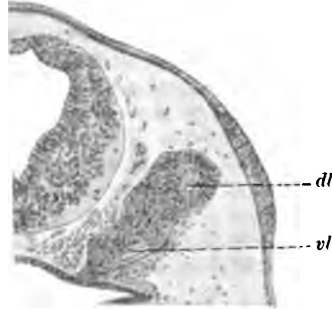


Fig. 31. Rana fusca von 9 mm Länge. Horizontalschnitt. Nach HINSBERG (1901). Vergr. 80 : 1. *dl* dorsales, *vl* ventrales Lumen.

Ein drittes „mittleres Lumen“ endlich bildet sich durch Einstülpung des äußeren Epithels; durch die Zunahme des Bindegewebes wird die Haut ausgedehnt, und da die Geruchsplatte nicht in demselben Maße wächst, so wird sie passiv in die Tiefe verlagert. Es entsteht eine Art Einführungskanal, in welchen die beiden engen Gänge, das dorsale und ventrale Lumen, einmünden. Sein Epithel gleicht vollkommen dem der lateralen Wand des ventralen Lumens, obwohl dessen Herkunft ja eine ganz andere ist. Die Grenze zwischen diesen beiden Abteilungen wird durch einen spornartigen Vorsprung markiert. Das ventrale Lumen gewinnt bald dieselbe Weite wie der Einführungskanal.

Hervorzuheben ist also, daß auch hier die Bildung der Choane durch Durchbruch des Sinnesepithels in den Vorderdarm erfolgt, die hintere Nasenöffnung also entodermal liegt, und daß nur ein kleiner Teil des Lumens durch Einstülpung, der größte durch deutlich nachweisbare Dehiscenz entsteht. GOETTE führt bei der Unke die Bildung des Hohlraums allein auf Ueberwölbung einer von den Riechgruben zur Mundbucht führenden Rinne zurück, eine Angabe, die für Rana wie für Bombinator nicht bestätigt werden konnte. Dagegen erkannte er richtig, daß die Choane durch Durchbruch entsteht.

Dieser einfache Sinneskanal, welcher die äußeren Nasenöffnungen mit dem Vorderdarm verbindet, erleidet bald in allen seinen Teilen unter allgemeiner Zunahme der Lumenweite Komplikationen. Auch seine Lage und Form verändern sich.

Wie bei allen Wirbeltieren rückt die Nase mit dem Zurücktreten des Gehirns allmählich vor dasselbe; dabei wird sie von dessen Spitze durch eine Knorpelplatte abgeschlossen, und mit dem Breiterwerden des ganzen Kopfes gewinnen die anfangs seitlich schauenden Narinen eine dorsale Lage.

Die Verschiebungen der einzelnen Teile des Geruchssackes, die hauptsächlich durch das Flachwerden des Kopfes bedingt werden, können erst nach Beschreibung der Veränderungen, die sich an den verschiedenen Partien abspielen, verständlich dargestellt werden.

Eine Reihe von Blindsackbildungen macht die Anurennase komplizierter, als die der Schwanzlurche ist. Sie nehmen ihren Ausgang teils von der Sinnesepithel tragenden medialen Wand, teils von der mit indifferenten Zellen ausgekleideten lateralen Seite. Die Grenze zwischen beiden Epithelarten bleibt bestehen und ist in den Figuren 32 und 33 durch gestrichelte Linien angegeben.

Bei einer Larve von Rana fusca von 11 mm Länge treibt das Sinnesepithel an der ventralen Seite nach der Kopfspitze zu einen dicken, anfangs soliden Epithelzapfen, der bald ein spaltförmiges Lumen erhält, das von in vielen Lagen geschichteten Riechzellen umgeben ist (BORN's unterer Blindsack, JAKOBSON'sches Organ GOETTE, SEYDEL). Diese Ausstülpung nimmt schnell an Umfang zu und stellt einen senkrecht zur Längsachse des Geruchssackes gelagerten Auswuchs dar, welcher eine Zeit lang den am weitesten spitzenwärts vorragenden Teil des ganzen Organs bildet; zweifellos ist ihm der an gleicher Stelle aussprossende untere Blindsack der Urodelen zu homologisieren (s. Fig. 32). An seiner medialen Seite stülpt sich eine Drüse heraus, die bald die Größe des Blindsackes selbst erreicht (Fig. 32), dann aber, nach vorn wandernd, den medialen Pol desselben umgreift und im Wachstum zurückbleibt (s. Fig. 33).

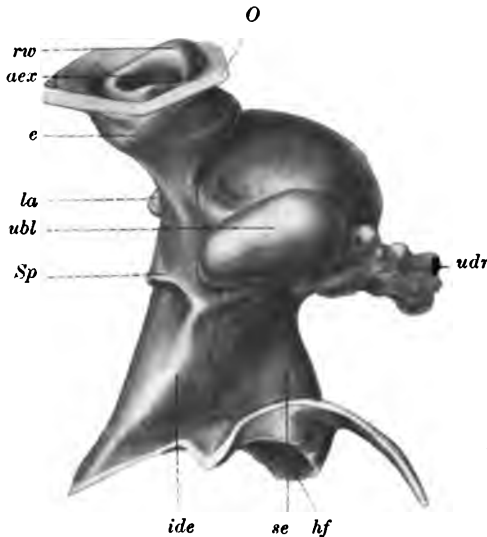


Fig. 32. Rana fusca von 31 mm Länge. Modell des rechten Geruchssackes von der Kopfspitze gesehen. Nach HINSBERG (1901). *aex* Apert. externa. *e* Einführungsgang. *hf* Choanenfalte. *ide* indifferentes, *se* Sinnesepithel. *la* lateraler Appendix. *O* Oberhaut. *rw* Ringwulst. *sp* Sporn. *ubl* unterer Blindsack. *udr* untere Drüse.

Erst viel später, im Beginn der Metamorphose, tritt an der seitlichen Wand des Riechorgans in ihrer caudalen Hälfte eine Falte, indifferentes Epithel ausstülpend, auf, welche anfangs unabhängig von dem viel früher sich anlegenden unteren Blindsack ist, später aber sich mit dessen lateralem Ausläufer vereinigt (s. Fig. 33), so daß ein scheinbar einheitliches Organ entsteht, das nur durch seine verschiedene Epithelbekleidung den doppelten Ursprung erkennen läßt. Diese Wucherung stellt sich dann als eine von medial nach lateral ziehende, weit ausladende Ausbuchtung dar (seitliche Nasenrinne SEYDEL, Kieferhöhle BORN) und ist nach den Choanen zu nicht abgegrenzt, sondern setzt sich auf den Gaumen als seitlich von

den hinteren Nasenöffnungen auslaufende „Gaumenrinne“ fort, welche nach der Mundhöhle zu von den „Gaumenfalten“ bedeckt wird.

Diese mit den bei Triton beschriebenen Befunden völlig übereinstimmenden Verhältnisse lassen erkennen, daß die seitliche Nasenrinne dem gleichnamigen Gebilde der Urodelen an die Seite zu stellen ist. Sie ist ein von dem unteren Blindsack völlig verschiedenes Gebilde; bei den Fröschen verbindet sie sich erst sekundär mit dieser Ausstülpung und ist leicht von derselben abzugrenzen, während bei den Urodelen durch Seitwärtswachsen des medialen Blindsackes beide Anlagen so verschmelzen, daß sie (mit Ausnahme vielleicht von Siren, welche nach Seydel einen medial schauenden, Sinnesepithel tragenden Blindsack besitzt) sich wie eine einheitliche Bildung verhalten und auch stets als solche betrachtet wurden.

Endlich entwickelt sich spitzenwärts von dieser Nasenrinne, durch eine tiefe Einsenkung, welche eine Knorpelspange birgt, getrennt, am hinteren Ende des Einführungsganges ein hakenförmiger Blindsack, ebenfalls vom indifferenten Epithel der seitlichen Wand entspringend (mittlerer oder seitlicher Blindsack Born; s. Fig. 33). In diesen mündet der Thränennasengang ein, und somit ist er mit der Rinne am Vorderende der Nase der Schwanzlurche, welche demselben Gang ihren Ursprung verdankt, zu homologisieren. Ueber Born's „oberen Blindsack“, der einen Teil der Nasenhöhle selbst bildet, geben die Wachstumsveränderungen des Organs Auskunft (s. unten S. 30).



Fig. 33. Rana fusca in Metamorphose; rechter Geruchssack. Nach Hinsberg (1901). Ansicht von der Kopfspitze. *Mhep* Mundhöhlenepithel. *Obl* oberer Blindsack. *Sbl* seitlicher Blindsack. *Sn* seitliche Nasenrinne. Uebrige Bezeichnungen wie in Fig. 32.

Bedeutende Umgestaltungen erfährt das Geruchsorgan an Einführungsgang und Choanen.

Der „Einführungsgang“ Born's verlängert sich durch Einbeziehung von äußerer Haut beim Nachvornwachsen der Narinen bedeutend (s. Fig. 32). An seiner Oeffnung bildet sich ein ringförmiger „ventilartiger“ Wulst, der nur Bindegewebe, aber keine Muskeln birgt. Bereits bei Beginn der Metamorphose verkleinert sich der „Vorhof“ mit der allgemeinen Verkürzung des Riechsackes, und der Wulst atrophiert völlig (Fig. 33).

Ebenso gehen an den Choanen Veränderungen vor sich, welche teilweise auch nur vorübergehender Natur sind. Der anfangs längsgestellte Spalt wandelt sich in eine querovale Oeffnung um, welche

weiter wird und sich mit einem sie verengenden, bereits während der Verwandlung schwindenden Wulst umgiebt. Dagegen bleibt eine in dieser Zeit sich anlegende an der lateralen Wand der Nasenöffnung am Munddache entstehende, weit nach hinten reichende Leiste, die schon erwähnte Gaumenleiste, bestehen; sie schließt die über ihr liegende Gaumenrinne ab.

Die Gestaltsveränderungen des Riechsackes sind, wie erwähnt, ein Produkt des Flacherwerdens des Kopfes. Daß durch ein stärkeres Wachstum der ventralen Teile der dorsale Appendix an die laterale Seite gedrängt wird und daselbst schwindet, ist bereits erwähnt worden (s. Fig. 34). Dadurch rückt auch das mittlere Lumen, der spätere Einführungsgang, an die laterale Seite; das Geruchsorgan stellt einen senkrecht zur Gaumenebene, vertikal stehenden Kanal dar, in dessen oberes Ende von der Seite her der Einführungsgang einmündet.



Fig. 34. Rana fusca von 11 mm Länge. Horizontalschnitt. Vergr. 80 : 1. Nach HINSBERG (1901). *la* lateraler Appendix. *ch* Choane. Sonst wie Fig. 28.

Sehr bald machen sich aber die Einflüsse der Kopfform geltend; das ganze Organ wird dorsoventral zusammengedrückt und so eingeknickt, daß sein caudaler Teil sich parallel zur Richtung des Gaumens einstellt, während der vordere seine senkrechte Lage behält. Dieser Vorgang ist bereits bei Stadien von 11 mm Länge bemerkbar, und zur Zeit der Metamorphose bildet der Geruchssack schon fast einen rechten, nach der Kopfspitze zu offenen Winkel. Dagegen findet eine Drehung um die Längsachse wie bei den Urodelen nicht statt, da die Aperturae externae von Anfang an an der Seite des Vorderkopfs liegen (vergl. Fig. 32 mit 33).

Diese Zusammendrückung äußert sich auch darin, daß der Einführungsgang in den Bereich des Sinnesepithels herabgezwängt wird, so daß das Vorderende des Riechschlauchs nach innen vom Vorhof blindsackförmig vorgedrängt wird und den unteren Blindsack überragt; BORN nannte dies abgeknickte Stück des Hauptlumens oberen Blindsack; es ist aber keine Ausstülpung der Nasenhöhle, sondern der vorderste Teil dieser selbst. Besonders kräftig wird auch der caudale Abschnitt des Organs zusammengedrückt; seine Höhe verringert sich beträchtlich mit einer stetig wachsenden Breitenausdehnung infolge stärkerer Ausbildung der seitlichen Nasenrinne.

Drei große Drüsenpakete münden in die Nasenhöhle ein (s. Fig. 33): sehr früh legt sich am medialen Winkel des unteren Blindsackes die schon genannte untere Nasendrüse (JAKOBSON'sche Drüse autor.) an. Zu Beginn der Umwandlung folgen 2 weitere Ausstülpungen: an der lateralen Seite, unmittelbar hinter der Einmündung des seitlichen Blindsackes die obere Nasendrüse (BORN), und an der hinteren Wand der Choanen die in den Rachen mündende Rachendrüse (BORN). Erst nach der Metamorphose entstehen die diffus durch die Schleimhaut verteilten BOWMAN'schen Drüschen.

Die Angaben, welche GOETTE von Bombinator und BORN von

Pelobates machen, stimmen mit den von Rana fusca gegebenen so genau überein, daß für diese Formen der gleiche Entwickelungsmodus angenommen werden kann.

c) Gymnophionen.

Die fußlosen Schleichenlurche weichen in der Entwickelung ihres Riechorgans nicht unbedeutend von dem geschilderten Typus ab und zeigen viele, biologisch noch unerklärbare Eigenheiten, zumal in der Choanenbildung. Die Entwickelung der äußeren Form des Geruchsorgans hat BRAUER für Hypogeophis beschrieben, die SARASIN stellten genaue Untersuchungen über spätere Bildungsvorgänge an Ichthyophis an; HINSBERG vervollständigte unsere Kenntnisse durch mikroskopische Durcharbeitung jüngerer Stadien.

Die Riechplatte entsteht bei Hypogeophis zu beiden Seiten des Vorderkopfes als Verdickung der Sinnesschicht der Epidermis, über welcher die unbeteiligte Deckschicht bald schwindet, wie bei den übrigen Amphibienfamilien. Im Gegensatz zu diesen senkt sich aber die Anlage sehr bald zu einer Delle ein. Das Grübchen vertieft sich, besonders nach dorsal, während es am entgegengesetzten Pol, nach dem Munde zu, flach ausläuft; eine Lumenbildung durch Dehiscenz tritt nicht in Erscheinung (s. Fig. 35).

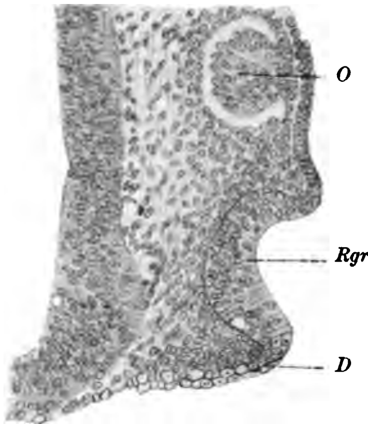


Fig. 35.

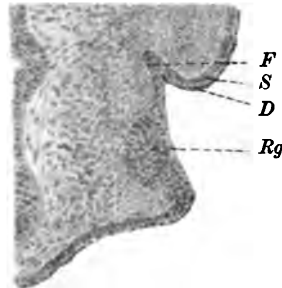


Fig. 36.

Fig. 35. Schnitt durch das Riechgrübchen eines Hypogeophis-Embryos vom Std. 23. (BRAUER). Vergr. 80:1. Nach HINSBERG (1902). *Rgr* Riechgrübchen. *D* Deckschicht. *O* Auge.

Fig. 36. Schnitt durch das Riechgrübchen eines Hypogeophis-Embryos vom Std. 35. (BRAUER). Vergr. 80:1. Nach HINSBERG (1902). *D* Deck-, *S* Sinnesschicht. *Rg* Riechgrübchen. *F* Epithelfalte.

Die Bildung der hinteren Nasenöffnungen leitet sich durch einen ganz eigentümlichen Prozeß ein: am nuchalen Rande der Riechgrube (der Kopfspitze abgelegen) falten sich die benachbarten, indifferentes Epithel tragenden Epidermispartien nach innen ein (s. Fig. 36), so daß eine lamellenförmige Wand entsteht, welche beide Schichten des Ektoderms birgt. Diese Wucherung oder Faltung (welcher Vorgang hier in Thätigkeit tritt, ist schwer zu entscheiden) greift über den Bereich der Riechgrube ventral hinaus; sie reicht von deren Mitte über die Knickung des Kopfes bis auf den Gaumen herüber. Auch äußerlich findet man im Bereich der Falte eine

Marke in Gestalt einer nicht tief einschneidenden Furche, die an einem Grübchen der Gaumenfläche ihr Ende findet (s. Fig. 37 a). So scheint es, als ob die Riechgruben in direkter Kommunikation mit der Mundbucht stünden (BRAUER's Nasenrachenrinne), doch verbindet dieser Epithelstreif die Riechsäcke, die zwar oral flach auslaufen, deren Sinnesepithel aber dort scharf begrenzt aufhört, erst sekundär mit dem Gaumen. Dies wird noch deutlicher, wenn die äußere Oeffnung der Geruchsgruben sich stark verengt.



Fig. 37a.

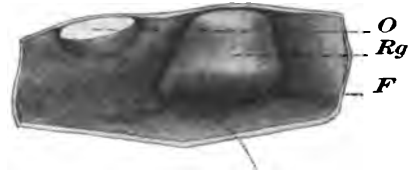


Fig. 37b.

Fig. 37. Modell der Gegend des Riechsackes eines Hypogeophis-Embryos, vom Std. 35. (BRAUER). Nach HINSBERG (1902). a von außen, b von innen. *Rg* Riechgrube, an deren dorsale Seite sich die Epithelfalte *F* anschließt, welche in der Richtung des Pfeiles durchbrochen wird und außen als Rinne (*R*) erscheint, die auf dem Gaumen in ein Grübchen (*G*) ausläuft. *O* Auge.

Von dieser Epithellamelle bleibt nun allein ihr innerer freier Rand erhalten, der an Geruchsorgan und Gaumen haftet, während die Verbindung mit der Epidermis schwindet, in Fig. 37 b ist dann in der Richtung des Pfeiles ein Durchgang vorhanden; ebenso gleicht sich die äußere Rinne aus. In diesem Stadium verbindet also ein vorerst noch solider Strang das dorsale nuchale Ende des Riechsackes mit der Gaumenfläche; bald erhält er aber ein Lumen, so daß sekundär hintere Nasenöffnungen gebildet werden. Die Lage derselben ist sicher ektodermal im Bereiche der Mundbucht; die Bildung der Epithelfalte erfolgt zwar erst nach Durchbruch der Rachenmembran, aber in der Gegend der Hypophysenbildung.

Es ist dies ein ganz eigenartiger Bildungsvorgang der Choanen: die Kommunikation zwischen Geruchsgrube und Mundhöhle wird durch einen von der Epidermis abgespaltenen Epithelstrang hergestellt; gleich abweichend ist dies Verhalten von der Choanenbildung der übrigen Amphibien, bei welchen das Sinnesepithel selbst in den Vorderdarm durchbricht, wie von der der Amnioten, speciell Säuger, bei welchen die hinteren Nasenöffnungen stets im Bereich des Riechepithels gefunden werden, und der solide Epithelstreifen, welcher das hintere Ende des Geruchssackes mit der äußeren Haut verbindet, direkt unter dem Nasenblindsack und nicht seitlich von ihm liegt. Daher ist es auch schwer bei Hypogeophis von inneren und äußeren Stirnfortsätzen, die sich verbinden, zu reden, wie BRAUER will; der Bezirk des inneren griffe über die Riechgrube hinaus und schlösse noch die Hälfte der eingestülpten Lamelle in sich.

Der so gebildete „Nasengaumengang" ist noch bei Larven ziemlich lang (s. Fig. 38), schwindet aber später, so daß dann die Choanen im Bereich des Sinnesepithels liegen.

Mit dem Spitzerwerden des Kopfes entsteht an der äußeren Nasenöffnung bei Ichthyophis ein „Einführungsgang“, ebenfalls aus indifferentem Epithel bestehend; die Aperturae externae rücken auch hier allmählich an die Kopfspitze. Während sie aber von ventral auf die Dorsalseite wandern, gleicht sich diese Vorhöhle wieder aus.

So nimmt der Riechsack allmählich Amphibiencharakter an und ähnelt speciell dem der Schwanzlurche. Fast ringsum bedeckt das Lumen vielschichtiges Sinnesepithel; nur ein kleiner Streifen trägt niedrige, in 1—2 Lagen angeordnete Zellen; er befindet sich am caudalen Pol rein ventral und rückt weiter vorn mehr an die laterale Seite, wohl infolge ähnlicher Drehungen des ganzen Organs, wie sie für Triton beschrieben wurden.

Auch die weiteren Vorgänge sind im Prinzip schon bei Besprechung der Urodelen erwähnt. Am hinteren Pol des Riechsacks stülpt sich medial von dem Streifen indifferenten Epithels, also im Bereich der Sinneszellen, ein Blindsack aus (s. Fig. 38) (unterer Blindsack, Jakobson-sches Organ, Sarasin, Seydel, Burckhardt), welcher in weiter nach vorn gelegenen Schnitten ventral und ventrolateral zu liegen kommt, eine Lagerung, die er mit dem homologen Organ der Schwanzlurche teilt (Burckhardt). Während seine Kommunikation mit der Haupthöhle anfangs einen langen Spalt darstellt, trennt er sich von vorn her immer mehr von der Nase ab und mündet in dieselbe nur durch ein am hinteren Ende gelegenes Loch, das aber an der Stelle der Aussprossung, also an der medialen Wand der Choane, liegen bleibt. Zugleich richtet sich der frei gewordene Schenkel lateral, bis er quer zur Längsachse der Nasenhöhle liegt, und nimmt an seinem vorderen Ende die Thränenkanälchen auf (Sarasin). An seinem vorderen Pol entsteht noch vor dem Ausschlüpfen der Embryonen eine Drüse (untere Nasendrüse; Jakobson'sche Drüse, Sarasin), auch hier früher als alle anderen Drüsenbildungen, welche sich erst kurz ehe die Verwandlung der Larven vor sich geht, anlegen; große Packete finden sich späterhin nicht; doch wachsen besonders im Bereich des respiratorischen Epithels zahlreiche Schläuche aus.



Fig. 38. Modell des rechten Geruchssackes einer Ichthyophislarve, ventral gesehen. Vergrößer. 25 : 1. Nach Sarasin (1890). *Ch* Choane. *Chb* Choanenschleimbeutel. *UB* unterer Blindsack.

Die Nasenhöhle weitet sich stark aus. Erst kurz vor Verlassen des Wassers entwickelt sich aus dem dünnen lateralen Streifen indifferenten Epithels ein Gang, welcher an Umfang gewinnt und durch eine tiefe ventrale Einbuchtung von dem Sinnesteil geschieden ist: das Homologon der lateralen Nasenrinne der Urodelen und Anuren.

Eine Bildung, die der Nase von Ichthyophis eigen ist, stellt der „Choanenschleimbeutel“ (Sarasin) dar: eine mit respiratorischem Epithel ausgekleidete Ausstülpung der lateralen Wand, dem Eingang des unteren Blindsackes gegenüberliegend, welche nach vorn zu wächst und dann unter der lateralen Nasenrinne liegt.

Weitere Blindsäcke finden sich nicht. Die Nase von Ichthyophis gleicht also in ihrer späteren Entwickelung völlig der der Urodelen; nur liegen die Verhältnisse auch hier insofern klarer, als seitliche

Nasenrinne und unterer Blindsack getrennt bleiben. Ein Unterschied besteht in dem Besitze des Choanenschleimbeutels und dem hinteren Abschluß des Riechsackes: die seitliche Rinne setzt sich nicht in eine Gaumenrinne fort.

Eine Besprechung der Versuche, einzelne Teile der Amphibiennase mit denen des Riechorgans anderer Wirbeltiere zu homologisieren, kann erst am Schluß des Kapitels vorgenommen werden.

Amniota.

Die 3 großen Klassen der Amnioten zeigen in der Entwickelung ihrer Riechorgane manche Uebereinstimmung, und zwar sind auch in dieser Hinsicht die Sauropsiden miteinander näher verwandt als mit den Mammaliern.

Ort, Zeit und Beschaffenheit der ersten Anlage ist schon oben berührt worden. Gemeinsam ist den Amnioten mit den Amphibien die Umbildung des Riechgrübchens zur Röhre, deren äußere Oeffnung (apertura externa, Narine) vor der Mundhöhle, deren innere (Choane) in derselben liegt, und zwar hier im Bereich der ektodermalen Mundbucht. Doch ist diese Choanenbildung völlig verschieden von der bei den Lurchen beschriebenen und zeigt auch in den 3 Familien Verschiedenheiten. Der zwischen diesen beiden Oeffnungen gelegene „Gaumen“ muß jetzt den Namen „primitiver Gaumen“ annehmen, da er durch einen in Rudimenten bereits in der Gaumenleiste der Amphibien kenntlichen „sekundären Gaumen“, (horizontal gestellte Platten, welche an den Seiten des Munddachs entstehen und sich entgegenwachsen,) nach hinten mehr oder weniger vervollständigt wird. Da sich in ersterem die Praemaxillaria entwickeln, wird er auch prämaxillarer Gaumen genannt, zum Unterschied von dem vom Oberkiefer auswachsenden sekundären oder maxillaren. Durch diesen letzteren Gaumen wird der obere Teil der primitiven Mundhöhle zum Geruchsorgan geschlagen, so daß durch diesen Zuwachs des Nasenrachenganges (Ductus naso-pharyngeus) die primäre Nasenhöhle zur sekundären wird, ferner werden durch ihn die „primitiven Choanen“ verdeckt, und die Nase öffnet sich in die Mundhöhle über dem hinteren Rand des maxillaren Gaumens durch „sekundäre Choanen“.

Bei allen Klassen der Amnioten bildet sich in früher Zeit ein typisches Relief des Gesichts aus, hervorgebracht durch Wülste, welche durch Furchen getrennt sind. Von der Stirn biegt sich der Stirnfortsatz herab; die Thränennasenrinne trennt ihn vom Oberkieferfortsatz, der sich vom 1. Kiemenbogen her jenem entgegenschiebt. Die Nasenrinne scheidet wieder den oberen Kopffortsatz in 2 Teile, die man als äußeren und inneren Stirnfortsatz (oder Nasenfortsatz) bezeichnet. Ueber die Ausdehnung derselben herrscht keine Einigkeit. Bald bezeichnet man nur die aufgewulsteten Ränder als Nasenfortsätze (MIHALCOVICS), bald dehnt man ihren Bezirk bis zum Boden der Riechgrube aus.

Da sich die Riechgrube anfangs allein durch aktives Wachstum einstülpt und das Sinnesepithel bis an den Rand derselben heranreicht, findet sich kein Wall, nur ein Graben (cf. Fig. 39a), daher kann man von eigentlichen Fortsätzen des Gesichts noch nicht reden. Erst später erheben sich durch Wucherung der Umgebung des Riechgrübchens zu

beiden Seiten, vom Riechepithel oft scharf geschieden, fortsatzartige Bildungen, welche den Sinnesbezirk passiv in die Tiefe verlagern (Fig. 39b). Beifolgende Figuren zeigen klar den Unterschied. Ich glaube keine allzugroße Verwirrung anzurichten, wenn ich für diese das Sinnesepithel umgebenden, mit Oberhautzellen bekleideten Wülste den Namen der inneren und äußeren Nasenfortsätze reserviere und den ganzen von der Stirn herabhängenden Lappen Processus frontalis nenne, dessen durch die Riechfurche früh geschiedene Teile den Namen innerer und äußerer Stirnfortsatz behalten können. Somit stellen die Nasenfortsätze später abgespaltene Teile der Stirnfortsätze vor, die nur mit der Nasenbildung zu thun haben. Diese neue Begriffsbestimmung rechtfertigt sich durch die Selbständigkeit, welche die Nasenfortsätze besitzen, z. B. bei der Bildung der primitiven Choanen, und gestattet einen Vergleich mit den bei Fischen beschriebenen Fortsatzbildungen.

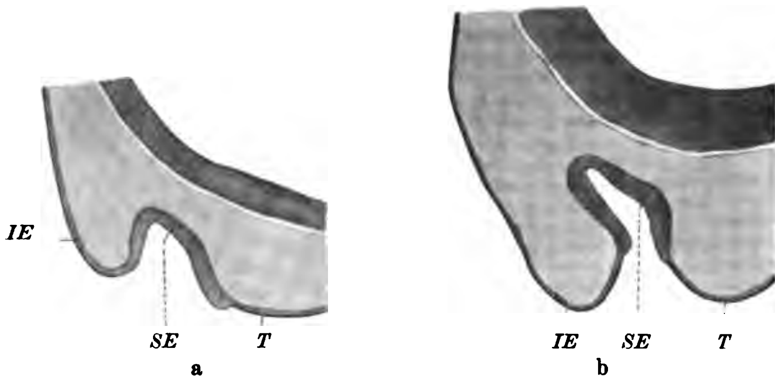


Fig. 39a und b. Schnitt durch das Geruchsorgan von Hühnerembryonen von 4,1 und 6,0 mm Kopflänge. *SE* Sinnesepithel. *IE* indifferentes Epithel. *T* Teloderm.

Weiter ist allen Amnioten eigentümlich das Verkleben von epithelialen Gängen, die erst spät, kurz vor der Geburt resp. dem Auskriechen wieder wegsam werden. Dies betrifft die äußeren Nasenöffnungen, deren Verschluß auf verschiedene Weise zu stande kommt, bei Reptilien die Mündung des JAKOBSON'schen Organs, bei Säugern den STENSON'schen Kanal und den unteren Nasengang. Diese auffallende Erscheinung findet sich auch anderweitig, z. B. in der Mundhöhle; vielleicht hat sie den Zweck, in späteren Stadien, bei welchen die Blutgefäße allein die Ernährung des Embryos übernommen haben, das sich entwickelnde Sinnesepithel den schädlichen Einflüssen der umgebenden Flüssigkeit zu entziehen.

6. Reptilien.

a) Saurier.

Die Entwickelung der Nasenhöhle der Eidechse hat BORN genau beschrieben, allerdings die ersten Stadien nicht berücksichtigt.

Schon ein Embryo von Lacerta agilis mit 10 Urwirbeln läßt erkennen, daß die an der Kopfspitze zwischen dem noch weit offenen Neuroporus und den primären Augenblasen gelegenen Zellen der Epidermis eine cylindrische Gestalt annehmen und die Riechplatte

bilden. Obgleich dieser Bezirk sich erst später deutlich abgrenzt — schärfer nach dorsal, weniger scharf nach ventral —, kann man doch leicht feststellen, daß er mit den Lippen der vorderen Gehirnöffnung keineswegs zusammenhängt (s. Fig. 40 und Fig. 1). Diese Anlage verdickt sich und gewinnt durch Anhäufung der Kerne an der Mesodermseite das gewöhnliche Aussehen einer Sinnesplatte.

Bald treibt das Riechepithel durch eine lokalisierte Zellvermehrung in der Mitte der Verdickung eine Grube (Fig. 41), die dem Gehirn angelagert bleibt und sich besonders dorsal und nach der Kopfspitze zu vertieft, so daß allmählich ein apicaler Blindsack entsteht. Lange ist die ganze Einbuchtung allein von Riechepithel bekleidet, das sich übrigens nicht sehr deutlich gegen die Zellen der Epidermis abgrenzt.



Fig. 40.

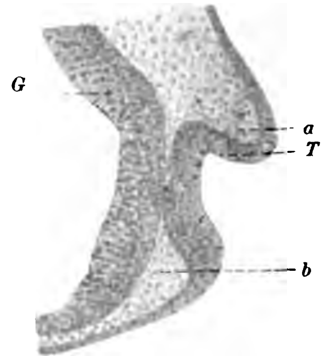


Fig. 41.

Fig. 40. Schnitt durch Neuroporus (*NP*) und Riechfeld (*RF*) eines Eidechsenembryos von 16 Urwirbeln. *Abl* Augenblase. *W* Wulst an den Neuroporuslippen.

Fig. 41. Schnitt durch die Riechgrube eines Eidechsenembryos mit 35 Urwirbeln. *a* dorsale, *b* ventrale Lippe. *G* Gehirn. *T* Tiefe der Riechgrube, dorsal gerichtet.

Im Stadium von etwa 47 Ursegmenten tritt als neue Bildung eine ebenfalls durch aktives Einsenken sich anlegende Rinne am ventralen (unteren) Ende der medialen Wand des Nasensackes innerhalb des Riechepithels auf. Diese Furche, welche anfangs nur nach hinten — der Mundbucht zu — vertieft und scharf begrenzt erscheint und spitzenwärts seicht ausläuft, ist die erste Andeutung des JAKOBSON'schen Organs (Fig. 42). Während der Wanderung des sich sackförmig vertiefenden Riechgrübchens auf die Ventralseite des Kopfes grenzt sich die ebenfalls weiter eingesenkte JAKOBSON'sche Rinne auch apical ab und schließt sich zu einem blind endenden Gang, dessen Oeffnung am Vorderende des Rohres gelegen, sich immer mehr verschmälert.



Fig. 42. Schnitt durch das Riechorgan eines Eidechsenembryos von 63 Urwirbeln. *JO* JAKOBSON'sches Organ. *R* Retina. Uebrige Bezeichnungen wie bei Fig. 43.

Der Hauptteil des Riechorgans bildet einen tiefen Sack, dessen Grund lateral gerichtet ist, und dessen noch breiter Eingang in der Längsrichtung des Kopfes zieht. Bald buchten sich die diese Rinne seitlich begrenzenden Lippen vor und verlagern die Grenze zwischen Sinneszellen und indifferentem Epithel nach innen — die „Nasenfortsätze" treten auf.

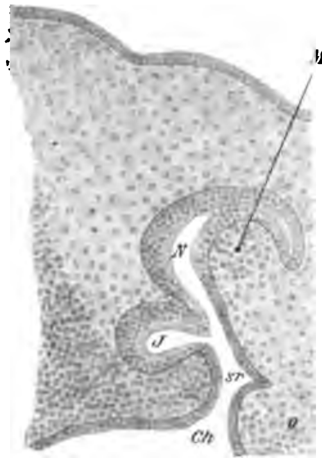


Fig. 43. Schnitt durch das Geruchsorgan eines Eidechsenembryos. Vergr. 40:1. Nach BORN (1879). *Ch* Choane. *J* JAKOBSONsches Organ. *M* Muschel. *N* Nasenhöhle. *O* Oberkieferfortsatz. *sr* Rinne am unteren Muschelrand.

Bevor andere wichtige Veränderungen eintreten, prägen sich mit der Wanderung der Nasenanlagen auf die Ventralseite, wo sie noch durch einen beträchtlichen Zwischenraum von einander getrennt erscheinen, und mit der Verlagerung vor das Gehirn die beschriebenen Charaktere schärfer aus. Der First des Riechsackes wächst immer mehr lateral, so daß die seitliche Wand konvex ins schmale Lumen vorspringt und die erste Andeutung einer Muschel bildet (s. Fig. 43); diese entsteht also nicht durch aktive Vorbuchtung der lateralen Wand, sondern durch Umwachsung, und gänzlich unbeeinflußt von Knorpel oder Drüsen, die erst weit später auftreten.

Der Bezirk der einbezogenen Haut wird ebenfalls bedeutender. Die „nüsternartig" vorgewölbten Ränder bezeichnet man als inneren und äußeren Nasenfortsatz; letzterer ist durch eine seichte Furche (Thränennasenfurche) von dem seitlich und hinter ihm liegenden Oberkieferfortsatz abgetrennt, welcher bis an das hintere Ende der Nasenrinne heranreicht. Diese, jetzt ein langer, schmaler Spalt, welcher von der Vorderfläche des Gesichts bis auf den nicht scharf abgetrennten Gaumenteil des Kopfes reicht, wird in ihrem hinteren Teil vom Oberkieferfortsatz verdeckt. Während nun die Kante, welche Gesicht und Gaumenfläche trennt, sich zuschärft, nähern sich die beiden Nasenfortsätze einander und verwachsen in ihren mittleren Teilen (s. Fig. 44) — das verklebende Epithel stammt also aus eingestülpter äußerer Haut und trägt keine Sinneszellen —, so daß die Nasenrinne in 2 durch einen primären Gaumen getrennte Oeffnungen zerlegt wird, die spaltförmige enge äußere Nasenöffnung auf der Gesichtsfläche und die weitere, sich mit dem Vorwachsen des Vorderkopfes stetig ver-

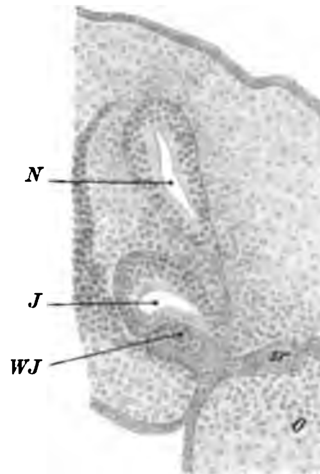


Fig. 44. Schnitt durch das Geruchsorgan eines Eidechsenembryos. Vergr. 40:1. Nach BORN (1879). *WJ* Wulst am Boden des JAKOBSON'schen Organs. Uebrige Bezeichnungen wie in Fig. 43.

längernde Choane auf der Gaumenfläche. Der epithelialen Verschmelzung folgt bald durch Sprengung dieser Lamellen eine bindegewebige Vereinigung der beiden Nasenfortsätze; die Verwachsungsstelle ist äußerlich noch lange als seichte Rinne zu erkennen. Die Mündung des JAKOBSON'schen Organs kommt in den vordersten Teil der hinteren Nasenöffnungen zu liegen.

An allen Teilen des Riechorgans treten weiterhin bedeutende Umbildungen ein, die zwar teilweise zur gleichen Zeit erfolgen, im Interesse der Deutlichkeit aber getrennt besprochen werden sollen.

Das Relief der Gesichtsfortsätze gleicht sich allmählich aus, die beiden Organe nähern sich unter Verschmälerung des Septum.

Die Einbeziehung von äußerem Epithel hat besonders am vorderen Eingang Fortschritte gemacht; mit dem Zuspitzen des Kopfes hat sich der vordere Blindsack ausgeglichen, und an seiner Stelle ist ein aus indifferentem Epithel bestehender Einführungsgang. eine Vorhöhle, entstanden, welche sich schnell verlängert (s. Fig. 45). Ihr Zellbelag wuchert stark, so daß das spaltförmige Lumen völlig verlegt wird; erst am Ende des Eilebens wird dieser Teil wieder wegsam.

Komplizierter sind die Umbildungen in der Gegend der hinteren Nasenöffnungen. Durch intensives Wachstum der Verschmelzungsbrücke, des primitiven Gaumens, sind dieselben weiter nach hinten gerückt, zugleich sich selbst stark verlängernd. Der Oberkieferfortsatz ist weiter vorgewachsen, bis ans Vorderende der Choanen; er überdacht sie seitlich, so daß nur schmale Spalten sichtbar sind: eine Rinne trennt seine obere nasale Fläche von der Muscheleinragung an der lateralen Nasenwand. Rundliche Wülste zeigen äußerlich am Gaumen die Lage der JAKOBSON'schen Organe an, die sich bedeutend verbreitert haben.

Die Mündung dieser Nebenorgane hat sich scharf begrenzt: ihre obere Kante spitzt sich (s. Fig. 43) zu und verwächst jetzt mit dem gegenüberliegenden Oberkieferfortsatz — hier findet also eine Verschmelzung im Bereich des Sinnesepithels der medialen Wand des Nasensackes statt —, so daß das Organ völlig vom Nasenraum abgeschlossen wird (s. Fig. 44) und für sich im vordersten Teil der Choane in die Mundhöhle mündet.

Nun verwachsen die Gaumenfortsätze des Oberkiefers mit dem Nasenseptum von vorn nach hinten und verlegen die Choanen nach hinten; nur die Stelle, an welcher sich die Oeffnung des JAKOBSON'schen Organs befindet, wird ausgespart; dasselbe stellt also jetzt einen von der Nase getrennten, in die Mundhöhle mündenden Schlauch dar. Somit nimmt auch der Oberkiefer an der Gaumenbildung und an der Verlagerung der hinteren Nasenöffnungen teil; es tritt bei Reptilien ein sekundärer Gaumen auf.

Diese Verlegung des Choanenspaltes geht vorn, in der Gegend des JAKOBSON'schen Organs, in ganzer Höhe vor sich, d. h. der Gaumenfortsatz verschmilzt in voller Ausdehnung breit mit dem inneren Nasenfortsatz – der untere Teil dieser Verklebung löst sich später wieder zur Rinne auf —, hinter dieser Partie schließt sich nur der obere Teil, so daß der untere Rand der processus palatini frei in die Mundhöhle vorragt, ohne den gegenseitigen Partner zu treffen. Die so abgeschlossene „Gaumenrinne“ (Kieferhöhle BORN) setzt sich in die eben genannte, durch Auseinanderweichen gebildete Furche und dann

noch etwas weiter nach vorn über die Mündung der JAKOBSON'schen Organe hinaus fort. Natürlich wird das pharyngeale Ende des Choanenspalts frei gelassen, so daß diese Oeffnungen am hinteren oberen Ende der Rinne lagern und man mit BORN eine „innere Choane" (am Eingang der Rinne in die Nasenhöhle) von einer „äußeren" (die Mündung der Furche auf der Gaumenfläche) scheiden kann. Erstere wird in ihrem seitlichen Teil noch durch einen Fortsatz der Muschel verschlossen.

Als Eigentümlichkeiten des Eidechsengaumens, welche den anderen Amnioten fehlen, sind demnach hervorzuheben: 1) die Ausdehnung der sekundären Gaumenleiste auch rostral von der primitiven Choane, indem sich die über ihr liegende Gaumenrinne weit vorschiebt, — bei Vögeln und Säugern findet sie sich nur nach hinten vom primitiven Gaumen (MIHALCOVICS) — und 2) die Verwachsung der oberen Kante der Processus palatini (primitive Gaumenleiste der Säuger) mit dem Septum, während der untere, innere Rand, der bei Mammaliern die Verwachsung einleitet, frei endet (MIHALCOVICS).

Die Vorgänge im Innern der Nasenhöhle betreffen die Muschelbildung und die Umgestaltung des JAKOBSON'schen Organs.

Die Muschel wird immer mehr ins Lumen hineingebuchtet (cf. Fig. 43), auch ihre Weiterbildung besteht in einem Abschnürungsprozeß. Das Riechepithel wächst um ihr hinteres Ende nach außen herum, so daß dies frei in die Nasenhöhle hineinragt; auch von oben und außen greift dasselbe um den Muschelwulst herum, so daß sich allmählich, von hinten nach vorn fortschreitend, die Anheftungsstelle des Wulstes verschmälert.

Die Auskleidung des JAKOBSON'schen Organs wuchert bedeutend und übertrifft bald an Höhe die des eigentlichen Geruchsorgans. Besonders ist dies auffällig in dem hinteren Blindsack, der ein rundliches Lumen einschließt. Apical von seiner Oeffnung aber, welche anfangs im lateralen Teil des Organs liegt, später durch den vordrängenden Gaumenfortsatz an die Innenseite verlegt wird und zeitweise obliteriert, wächst der innere Nasenfortsatz lateral und drängt die ventrale Seite nach innen. So erhält die äußere Seitenwand indifferentes Epithel, und dieser Teil buchtet sich besonders im vorderen Abschnitt vor und bildet einen pilzförmigen Wulst; der Querschnitt des Lumens ist also hier halbmondförmig (s. Fig. 44 und 45).

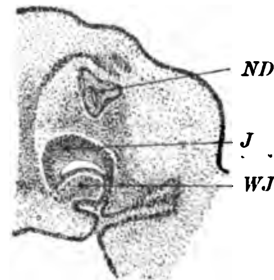


Fig. 45. Schnitt durch den vorderen Teil des Riechorgans eines Eidechsenembryos von 4,5 mm Kopflänge. Vergr. 40:1. *ND* Anlage der seitlichen Nasendrüse vom Vorhofsepithel ausgehend, *J* und *WJ* wie in Fig. 43 und 44.

Das anfangs sehr enge Lumen der Nasenhöhle erweitert sich erst spät, und der Epithelbelag wird dann verhältnismäßig dünner.

Nicht unbedeutend sind auch die Lageverschiebungen der einzelnen Teile. Das JAKOBSON'sche Organ wächst nicht in demselben Maße in die Länge, wie die Haupthöhle, so daß allmählich nur das Atrium und der vorderste Teil des Sinnesepithels über das Nebenorgan zu liegen kommt; der größte Teil der eigentlichen Nase ist weiter nach hinten gerückt (s. Fig. 45).

Noch ist das Knorpelskelett des Ethmoidalregion erst angelegt,

da zeigt sich schon am hinteren Ende der Vorhöhle — an dieser Stelle besteht noch ein spaltförmiges Lumen — hart an der Grenze des Sinnesepithels eine solide Epithelknospe an der lateralen Wand, welche nach außen und hinten wächst: die erste Anlage der seitlichen Nasendrüse (s. Fig. 45). Dieser Zapfen wuchert der Außenwand der Knorpelkapsel entlang und tritt in den Muschelwulst ein, sich dort in 2—3 Aeste teilend; erst später sprossen aus diesen Drüsenbälge aus, welche die ganze Einragung dicht anfüllen.

Die vergleichende Anatomie lehrt, daß einzelne Saurierfamilien besonders in der Ausbildung des Gaumens das Stadium von Lacerta nicht erreichen (Crassilinguier) oder überschreiten (Lygosoma); in Zusammenhang damit wird z. B. bei Sciurus und Gongylus die Mündung des JAKOBSON'schen Organs nicht nach innen gedrängt, und auch die Uebereinanderlagerung von Haupthöhle und JAKOBSON'schem Organ ist verschieden weit ausgebildet (BORN). Doch fehlen hierüber entwickelungsgeschichtliche Daten.

b) Schlangen.

Die erste Entwickelung des Geruchsorgans der Ringelnatter — ich folge auch hier den Schilderungen BORN's — unterscheidet sich kaum von der der Eidechse. Eine relativ große Delle, welche frühe an ihrer medialen Seite die Anlage des JAKOBSON'schen Organs erkennen läßt, senkt sich zur Tasche ein — den überhängenden seitlichen oberen Rand hat RATHKE als Nasendach bezeichnet; bei der Kreuzotter soll er nicht so weit die Nasenrinne bedecken. Die nach hinten zu divergierenden Eingänge verengen sich, bald entstehen aufgewulstete Ränder, innere und äußere Nasenfortsätze; an letztere schließen sich hinten die Oberkieferfortsätze an.

In völlig gleicher Weise vereinigen sich die beiden Nasenfortsätze dicht vor der Mündung des stark vergrößerten JAKOBSON'schen Organs, so daß Narinen und primitive Choanen entstehen (Fig. 46). In den Aperturae externae verschmelzen bald die epithelialen Wandungen; dieser Bezirk ist hier aber nicht lang, da eine eigentliche Vorhöhle bei den Schlangen nicht ausgebildet wird. Später führt von außen eine Rinne in die Narine.

Die weitgehendsten Verschiedenheiten von den Sauriern zeigen die Umbildungsprozesse im Bereich der Choanen. Die Oberkieferfortsätze wachsen (Embryonen von 5 mm Kopflänge) nach vorn und schieben sich unter die seitlichen Nasenfortsätze, zugleich erscheinen an ihnen medial schauende Processus palatini, welche die primitiven Choanen dem Blicke entziehen und noch über deren Bereich nach hinten reichen. Das zwischen denselben gelegene Mittelfeld ist eingesunken, und an diesem prägt sich, während im Gesicht die Grenzen der Fortsätze undeutlicher werden, ein charakteristisches Relief aus: in der Mitte, welche früher eine Rinne aufwies, erhebt sich eine Leiste, welche sich nach der Lippe zu verbreitert, und neben dieser erscheinen beiderseits 2 rundliche Wülste, von denen die hinteren durch das über ihnen lagernde JAKOBSON'sche Organ herausgedrückt werden (Fig. 47 s^2). Zugleich (Köpfe von 5—5,5 mm Länge) beginnt der Choanenspalt von vorn nach hinten vorschreitend zu verkleben, und zwar hier fast in der ganzen Länge, nicht wie bei Lacerta nur im oberen Teil; eine Gaumenrinne wird also nur in rudimentärer Ge-

stalt angelegt. Dagegen wird in ganz gleicher Weise eine Oeffnung für das JAKOBSON'sche Organ ausgespart, dessen Abschnürungsprozeß von der Nasenhöhle — durch Verwachsen der oberen Kante seiner Mündung in die Riechgrube mit dem gegenüberliegenden oberen Ende des Oberkieferfortsatzes — in der für die Eidechse beschriebenen Weise erfolgt. Auch hinter dem JAKOBSON'schon Organ verschmelzen die Wandungen der Choanen in ihrer halben Höhe; der epithelialen Verklebung folgt wie stets eine bindegewebige Vereinigung. Die hinteren Nasenöffnungen bilden dann lange, schräg nach außen über den Gaumenfortsätzen aufsteigende Spalten (Köpfe über 6 mm Länge).

Doch auch dieser noch offene Teil der Nasenhöhlen erhält einen Boden: die inneren Ränder der Choanen erheben sich — von unten gesehen -- stark und bilden seitliche Platten, mit denen die Gaumenfortsätze in ganzer Ausdehnung verschmelzen (s. Fig. 48). So entsteht

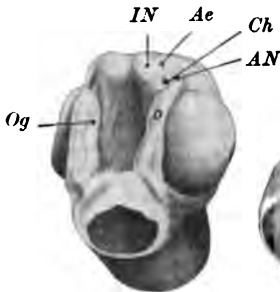


Fig. 46.

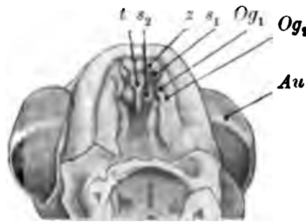


Fig. 47.

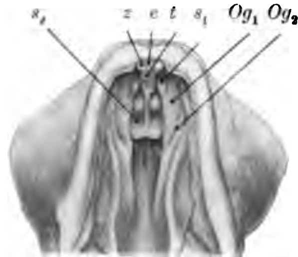


Fig. 48.

Fig. 46—48. Köpfe von Ringelnatterembryonen von unten, nach Entfernung des Unterkiefers, von 4, $5^1/_2$ und $6^1/_2$ mm Kopflänge. Nach BORN (1883). *Au* Auge. *Ae* Apert. ext. *AN* äußerer, *IN* innerer Nasenfortsatz. *Ch* Choane. *e* Eizahn. *O* Oberkieferfortsatz mit Gaumenleisten (*Og*); Og_1 deren innerer, Og_2 äußerer Teil. s_1, s_2 Teile des Innenrandes der Choane, *z* Wärzchen, *t* Mittelleiste.

ein „Nasenrachenraum", welcher durch Verlängerung des Septum paarig ist; nur am hintersten Ende bildet sich spät (Kopf von 8 cm Länge) ein kurzer unpaarer Abschnitt aus. Die Choanen werden auf diese Weise weit nach hinten verlagert und münden nicht mehr nach unten, sondern nach hinten. Die Gaumenbildung, die hier dem Gesagten zufolge viel weiter vorschreitet als bei Lacerta, kommt also durch Verbindung der Processus palatini mit septalen Bildungen, nicht durch direkte Vereinigung derselben zu stande. Hinter den Mündungen der JAKOBSON'schen Organe, die also nicht in einer tiefen Spalte liegen, bildet sich spät ein flacher Querwulst aus.

Im Innern der Nasenhöhle legt sich früh der Muschelwulst an, dessen Ansatzstelle sich verschmälert und dessen hinteres Ende frei ins Lumen, das erst vor dem Ausschlüpfen sich ausweitet, hineinragt — bereits bekannte Verhältnisse. Dagegen ist für die Schlangen charakteristisch, daß die Sinnesepithel tragende, vor der Muschel gelegene Partie sich kuppelartig nach vorn ausdehnt, also die Stelle der Vorhöhle der Eidechsen einnimmt.

Auch die Bildung des pilzförmigen Wulstes im JAKOBSON'schen Organ, an dessen hinteres Ende der zeitweise verklebende Ausfüh-

rungsgang gedrängt wird, erfolgt in gleicher Weise. Doch erreicht dieses merkwürdige Organ hier eine enorme Ausdehnung; sein Epithel läßt eigenartige Zellreihen ins Bindegewebe aussprossen, die BORN für Drüsen ansah, die aber wohl nervösen Charakters sind; auch rückt dies Gebilde nicht vor die Nasenhöhle, sondern bleibt unter ihr, ziemlich weit nach hinten, liegen.

Mit dem Mangel einer Vorhöhle hängt auch zusammen, daß die seitliche Nasendrüse sich ganz vorn an der äußeren Oeffnung, auch hier an der Grenze des Sinnesepithels, anlegt.

c) Krokodile.

Bei Crocodilus madagascariensis spielt sich nach VOELTZKOW die Bildung der Riechgrubeu in gleicher Weise ab wie bei den Sauriern; die erst flachen Dellen vertiefen sich, ihre Ränder drängen sich nüsternartig hervor, das Relief des Gesichts ist das früher beschriebene. Die Nasenrinne wird durch Verwachsung der Nasenfortsätze in einen Kanal mit 2 Oeffnungen umgewandelt, Narinen und primitive Choanen. Das zwischen den beiden Organen gelegene Septum verschmälert sich, indem die inneren Nasenfortsätze sich nähern und durch Schwinden der zwischen ihnen gelegenen eingesunkenen Partie in Berührung treten.

Die Narinen wandern in bekannter Weise von der Seite nach vorn und dann etwas nach hinten und verkleben zeitweise.

Der Oberkieferfortsatz schiebt sich zeitig vor, ohne allerdings einen Boden für die Nasenhöhle abzugeben.

Dem „primitiven Gaumen“ schließt sich bei Krokodilen wie bei der Natter ein sekundärer an, der sich aber in ganz anderer, völlig eigentümlicher Weise bildet. Die Gaumenfortsätze des Oberkiefers stellen hier nämlich breite Platten dar, welche sich in der Mitte ihrer Länge berühren; dieser Verschluß schreitet von da nach vorn und hinten fort, pharyngeal bis in den Bereich der späteren Pterygoide reichend. Ebenda buchten sich gleichfalls Gaumenplatten vor, welche die langen Nasenrachengänge (Gaumenröhren, RATHKE) herausbilden und die Choanen weit nach hinten verlagern. Sehr spät legen sich hinter diesen Processus palatini seitliche Verlängerungen an, welche durch Verwachsen ein weiches, muskelloses Gaumensegel formieren, das im Verein mit der Zungenklappe die Nasenhöhle völlig gegen die Mundhöhle abschließt. So wird ein Teil der primitiven Mundhöhle, der über den Gaumenfortsätzen lag, zur Nasenhöhle geschlagen.

Die Gaumenfortsätze verwachsen also direkt miteinander, nicht durch Zwischenschieben eines Septum. Die Scheidewand der Nasenrachengänge entsteht erst sekundär, indem die inneren Ränder der beiden die Gaumenröhre oben und unten bedeckenden Knochen, der ventralen Palatine und dorsalen Pterygoide, sich umkrempeln und einander entgegenwachsen.

Nicht minder eigentümlich ist das Innere der Nasenhöhle der Krokodile gebildet, doch existieren über deren Entwickelung nur kurze Angaben. MEEK beschreibt die Bildung der Nebenräume der Nase. Nach ihm beginnt zuerst (Kopflänge von 7 mm) bei Crocodilus porosus die hintere große Aussackung sich auszustülpen, welche schon im Stadium von 27 mm Kopflänge bedeutende Aus-

dehnung erlangt hat. Bei letzterem Embryo finden sich vor diesem „Sinus“ noch andere accessorische Nebenhöhlen: eine hinter der Oeffnung des Thränennasenganges, im oberen Teil Sinnesepithel tragend und sich nach hinten in einen mit niedrigen Zellen bekleideten Gang fortsetzend, und weiter hinten, gleichfalls an der lateralen Seite, eine komplizierter gestaltete Höhle mit respiratorischem Epithel, die sich weit ausdehnt.

Ueber die Entwickelung der zweiten Muschel der Krokodile liegen leider keine Angaben vor; es wäre interessant, zu untersuchen, ob sie wie die obere Muschel der Vögel oder wie das Ethmoturbinale der Säuger entsteht, oder ob die ursprüngliche Muschel sich durch die sinuösen Bildungen teilt. Somit ist auch ihr morphologischer Wert nicht festzustellen.

Das JAKOBSON'sche Organ der Krokodile ist ein vielfach umstrittenes Objekt. Meist wurde sein Vorkommen geleugnet, und auch VOELTZKOW erwähnt es nicht; dagegen erkenne ich es in seinen Abbildungen (s. Fig. 49) deutlich in typischer Lage und Form. Die weitere Umwandlung dieses Divertikels ist unbekannt; möglich wäre es, daß es völlig zu Grunde geht. SLUYTER zeichnet es zwar in guter Ausbildung, doch soll in diesem Fall eine Verwechslung mit einem Eidechsenembryo vorgefallen sein (RÖSE). Ob MEEK eine kleine, an typischer Stelle am Septum gelegene Aussackung mit Recht als JAKOBSON'sches Organ bezeichnet (Croc. von 7 mm Kopflänge), ist schwer zu entscheiden; gegen seine Deutung spricht die Auskleidung des Gebildes mit indifferentem Epithel, das sich aber aus Sinneszellen herausgebildet haben könnte. Im Stadium von $7^3/_4$ mm Kopflänge konnte MEEK es nicht mehr nachweisen. Keinesfalls trägt das von RÖSE als JAKOBSON'sches Organ bezeichnete Divertikel seinen Namen mit Recht; es ist ein kleiner Blindsack am hinteren unteren Ende der Nasenhöhle, welcher die gemeinsame Anlage des in Rede stehenden Gebildes und des Nasenrachenganges sein soll, also an einer Stelle liegt, welche von Anfang an mit indifferentem Epithel ausgekleidet war; das JAKOBSON'sche Organ entsteht aber stets im Bereich des Sinnesepithels. Uebrigens erhält sich diese Rinne lange Zeit am Dach des Nasengaumenganges.

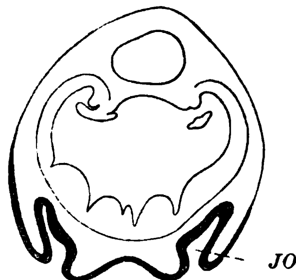


Fig. 49. Schnitt durch den Vorderkopf eines Embryos von *Crocodilus porosus*. Vergröß. 22:1. Nach VOELTZKOW (1899). *JO* JAKOBSOHN'sches Organ.

Von Drüsen bemerkte RÖSE bei Embryonen von 12 mm Kopflänge am hinteren Abschnitt des Septum einen soliden Epithelzapfen, der erst später sein Lumen enthält und, nach hinten wachsend, über das knorpelige Dach der Nasenhöhle gelangt.

d) Schildkröten.

SEYDEL hat die Entwickelung der Nasenhöhle bei Chrysemys picta untersucht und fand sie, was Bildung der Grube, Vertiefung derselben durch Einbeziehung von indifferentem Epithel und Ueberwölbung durch Verwachsung der Nasenfortsätze betrifft, nicht ver-

schieden von der für Lacerta beschriebenen. Dieselbe Bildung des primären Gaumens findet nach VOELTZKOW bei Chelone imbricata statt.

Dagegen fehlt die sonst früh sichtbare Anlage des JAKOBSON'schen Organs. Erst während der Choanenbildung zeigt sich an der medialen Wand eine unscheinbare Furche (s. Fig. 50), deren Sinnesepithel sich sodann durch eine undeutliche Falte von dem darüber gelegenen Teil abgrenzt. Dieser untere Bezirk von Riechzellen rückt über die ventrale Kante der Nasenhöhle auf die laterale Wand herüber, dort durch einen Streifen indifferenten Epithels vom darüber liegenden Sinnesepithel geschieden (s. Fig. 50b). Aus dieser Partie entwickelt sich bei Emyden ein kompliziert gestalteter, in verschiedene Abschnitte zerfallender Riechbezirk (s. Fig. 50c), welcher den Boden und einen Teil der Seitenwand der Nasenhöhle einnimmt.

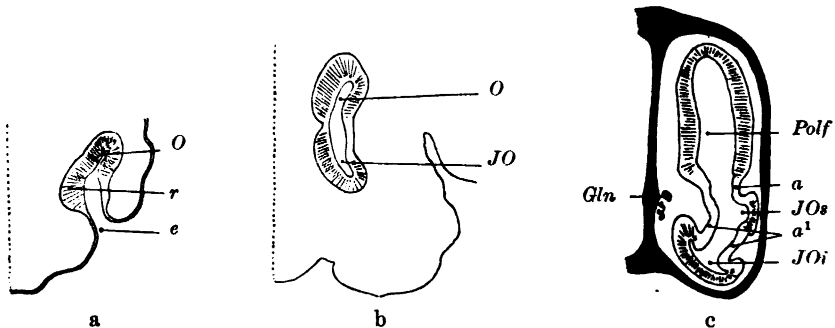


Fig. 50a—c. Schnitte durch das Riechorgan von Chrysemys picta von 5 mm Länge (a, Vergr. 40:1), 5 mm Schildanlage (b, Vergr. 30:1) und Emys lut. von 14 mm Schildlänge (c). Nach SEYDEL (1896). *a* seitliche, a^1 mediale Grenzfalte. *e* Einführungsgang. *Gln* Glandula nasalis. *JO* JAKOBSON'sches Organ (SEYDEL) mit oberer (*JOs*) und unterer (*JOi*) Portion, angelegt als Rinne (*r*). *O* Hauptnasenhöhle. *Polf* Pars olfactoria.

SEYDEL vergleicht ihn mit dem unteren Blindsack der Amphibien, der bei Urodelen ebenfalls seitlich gewandert ist, und nennt ihn wie diesen JAKOBSON'sches Organ. Doch ist die späte Anlage dieses Organs sowie seine weitere Umgestaltung so verschieden von dem JAKOBSON'schen Organ der Eidechsen und Schlangen, daß ich noch zögere, bevor Uebergangsstadien gefunden werden, diese Bezeichnung anzunehmen. Auch MIHALCOVICS ist mit SEYDEL's Deutung nicht einverstanden und will in einem Gang, der am Septum mündet und an seinem blinden Ende Drüsen aufnimmt, das fragliche Organ erblicken. Die Entwickelung desselben muß entscheiden, ob diese Erklärung berechtigt ist, und ferner ob Testudo in dem an der medialen Seite der Nasenhöhle gelegenen isolierten Sinnesbezirk ein JAKOBSON'sches Organ besitzt.

Sehr früh nimmt die Nasenhöhle bei Chrysemys die für die Schildkröten charakteristische starke Höhenausdehnung an, und mit der Bildung des eben genannten ventralen Riechabschnittes stehen die Anlagen der SEYDEL'schen seitlichen Grenzfalten in Beziehung.

7. Vögel.

Von den Vögeln ist allein das Hühnchen auf die Entwickelungsgeschichte des Riechorgans eingehend studiert worden, zusammenhängend in letzter Zeit von KÖLLIKER und BORN. Doch geben auch frühere Monographien der Hühnchenentwickelung (BAER, TREDERN) Auskunft über das uns interessierende Kapitel. Gelegentliche Schnittbilder durch den Vorderkopf anderer Vogelembryonen (Strauß, NASSUNOW) lassen vermuten, daß in dieser Hinsicht keine großen Unterschiede zwischen den einzelnen Klassen obwalten; erst spätere Stadien zeigen in Muschelbildung sowie Drüsenanlagen Verschiedenheiten.

Die erste Anlage des Nasenfeldes tritt beim Hühnchen im Stadium von 23–24 Ursegmenten auf, nach Bebrütung von ca. 48 Stunden; ähnlich fand VAN WIJHE die erste Andeutung bei einem Entenembryo von 23 Urwirbeln, ABRAHAM bei Melopsittacus undulatus mit 25—26 Urwirbeln. Wie schon erwähnt, bildet die Linsenanlage zu dieser Zeit bereits eine tiefe Grube, und ist diese einzig dastehende zeitliche Verschiebung auf die hohe Ausbildung und frühe Differenzierung des Auges zurückzuführen.

Das Riechfeld stellt einen anfangs undeutlich begrenzten Bezirk von erhöhten, cylindrischen Zellen dar und liegt vor den Augen seitlich am Vorderkopf.

Durch aktive Einsenkung des jetzt mehrreihigen Sinnesepithels bildet sich bald eine Grube. In kurzem grenzt sich deren Auskleidung scharf ab und ist stellenweise sogar durch einen wulstartigen Saum vom einschichtigen indifferenten Epithel geschieden (s. Fig. 39). Dies sowohl wie die bald eintretende Doppelschichtigkeit der Kopfbedeckung lassen leicht erkennen, wieweit die Einsenkung auf aktives Einwachsen der Sinnesschicht oder auf Aufwulstung der Ränder zurückzuführen ist; die obere glatte Zellschicht (Supraepithelialschicht, KERBERT, Teloderm, MEHNERT) hört nämlich scharf am Rande der Riechgrube auf. Es ergiebt sich daraus, daß lange Zeit allein das Riechepithel die Auskleidung der Grube bildet (s. Fig. 39a), streckenweise sieht man es sogar über deren Rand hinausragen. Erst ein Embryo von 4,1 mm Kopflänge zeigt die erste Aufwulstung der Ränder, das erste Entstehen von Nasenfortsätzen in obigem Sinne, und dieser Prozeß schreitet weiter vor (s. Fig. 39b), wenn auch nicht gleichmäßig in der ganzen Umgebung des Eingangs.

So ist eine längliche, gerade nach unten sehende Tasche entstanden, deren Innenwand weiter ventral reicht als die äußere. Ihr Eingang reicht vom Gesicht auf die mit stumpfer Kante abgegrenzte Gaumenfläche hinüber; diese Kante wird allmählich schärfer und endet seitlich in den etwas angeschwollenen unteren Enden der inneren Nasenfortsätze, die den Processus globulares des menschlichen Embryos (s. unten S. 52) vergleichbar sind (s. Fig. 51).

Am 3.—4. Tage wächst der Oberkieferfortsatz nach vorn und beginnt mit seinem vorderen Ende die Nasenrinne von der Seite zuzudecken, so daß diese auf der Gaumenfläche winklig nach innen abgeknickt erscheint; seine hinteren Partien begrenzen diese untere Fläche seitlich und lassen schon Andeutungen von nach innen vorspringenden Gaumenleisten erkennen. Am 5.—6. Tage (die Veränderungen im Inneren der Nasenhöhle werden auch hier in Zu-

sammenhang besprochen werden) wachsen die 3 Gesichtsfortsätze stärker aus und verengen und vertiefen die Nasenspalte. Darauf tritt eine Verschmelzung ein zwischen innerem Nasenfortsatz einerseits und äußerem Nasen- und Oberkieferfortsatz anderseits, erst in der Tiefe, dann nach der ventralen Oberfläche und zugleich nach vorn und hinten fortschreitend (s. Fig. 52). Auch hier ist die Verwachsung erst nur eine epitheliale, dann bindegewebige, und so trennt der primitive Gaumen die Narinen von den primitiven Choanen. Nur eine seichte Rinne giebt zeitweise die Lage des früheren Nasenspaltes an (siehe Fig. 53).

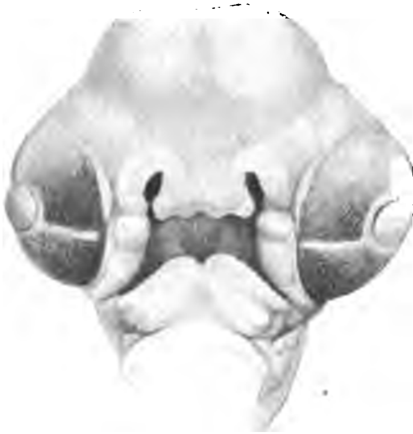


Fig. 51.

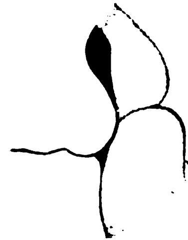


Fig. 52.

Fig. 51. Kopf eines Hühnchenembryos von 130 Stunden; von unten. Vergr. 10:1. Nach KEIBEL. Offene Nasenrinne; die Gesichtsfortsätze beginnen sich einander zu nähern.

Fig. 52. Gesichtsfortsätze und Nasenrinne eines Hühnchenembryos von 147 Stunden. Vergr. 10:1. Nach KEIBEL. Aeußerer Nasen- und Oberkieferfortsatz vereinigen sich mit dem inneren Nasenfortsatz.

Die auf diese Weise entstandene äußere Nasenöffnung nimmt bald spindelförmige Gestalt an; im Bereich des zu einem Vorhof angewachsenen eingestülpten Teiles indifferenten Epithels legen sich die Wände ohne Wucherung aufeinander, so daß das Lumen völlig schwindet; erst gegen Ende der Bebrütung öffnet es sich wieder (BORN). ABRAHAM notiert den gleichen Verschluß bei Embryonen des Wellensittichs. Die Wände biegen sich konvex nach medial vor und bilden so die erste Anlage der den Vögeln eigentümlichen Vorhofsmuschel. Zugleich setzt sich die Kante, welche Gesicht und Gaumenfläche schied, schärfer ab und wächst als Andeutung des Schnabels nach vorn. Damit (6.—7. Tag) verwischt sich das Relief des Gesichts, die Apertura externa wird kürzer und

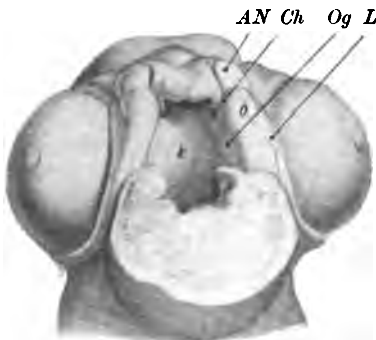


Fig. 53. Kopf eines Hühnchens vom 6. Tage; von unten. Nach BORN (1879). *AN* Apertura externa. *Ch* Choane. *k* Dach der primitiven Mundhöhle. *L* Lid. *O* Oberkieferfortsatz. *Og* Gaumenleisten.

läßt, nach innen konvex vorspringend, auch von außen die lateral weiter vorgewachsene Vorhofsmuschel erkennen.

Deutlicher treten die Gaumenleisten der Oberkieferfortsätze am 6.—7. Tage hervor; ihr vorderes Ende verwächst mit dem hinteren Teil des inneren Nasenfortsatzes, so daß die primitiven Choanen überdacht werden (s. Fig. 53) und mit weiterem Medialwachsen der Processus palatini dem Blick auf die Gaumenfläche völlig entschwinden. Die Gaumenleisten erreichen sich am 11. Tage, verwachsen aber nicht miteinander: die Vögel besitzen einen gespaltenen Gaumen, durch dessen median gelegene spaltförmige Oeffnung (sekundäre Choanen) die Nasenhöhlen mit dem Mund kommunizieren. Es wird so ein nach unten nicht abgeschlossener Nasenrachengang von der Mundhöhle abgetrennt und der Nasenhöhle zuerteilt, der auch noch durch ein von der Schädelbasis frei herabhängendes Septum unvollkommen in 2 Teile geschieden wird. Die Grenze zwischen primitiver Choane und Nasenrachengang ist übrigens schon früh verwischt, indem der Choanalgang bei dem allgemeinen Längenwachstum des Riechsackes ebenfalls an Ausdehnung gewinnt und sich nicht mehr scharf gegen die Nasenhöhle absetzt.

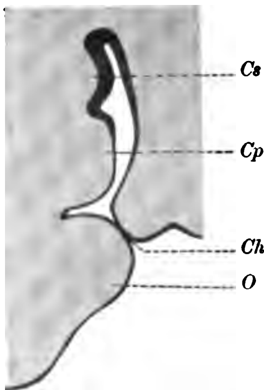


Fig. 54.



Fig. 55.

Fig. 54. Schnitt durch das Geruchsorgan eines Hühnchens vom 6. Tage. Vergr. 35 : 1. Nach BORN (1879). *Ch* Choane. *Cp* primäre, *Cs* sekundäre Muschel. *O* Oberkieferfortsatz.

Fig. 55. Modell des Geruchsackes eines Hühnchens vom Stad. 30 (KEIBEL, N.T.) von außen. Nach COHN (1902). *Ae* Apertura externa. *Ch* Choane. *Cp* Concha primaria. *Cs* Concha secund. *Cv* Concha vestibuli. *So* Sinus orbitalis.

Auch im Inneren des Riechorgans finden sich Bildungen, die von den bei den Reptilien beschriebenen abweichen. Bereits vor der Verklebung der Gesichtsfortsätze zur Anlage des primitiven Gaumens (am 4. Tag) zeigen sich an der seitlichen Wand der Nasenhöhle die ersten Andeutungen der Muscheln. Ein ventraler Wulst entsteht früher und ist deutlicher abgesetzt (primäre, mittlere Muschel), die dorsale (sekundäre, obere) Muschel legt sich etwas später an der dorsalen Spitze des apikalen Blindsacks an (s. Fig. 54 u. 55). Anfangs tragen beide Sinnesepithel, später bildet sich die Bekleidung der unteren Muschel zu niedrigem Respirationsepithel um. Wie bei den Eidechsen verschmälert sich die Ansatzstelle der unteren Muschel, während die obere als breit aufsitzende Erhöhung bestehen bleibt. Am 8. Tage stellt die ventrale Einragung einen mit schmalem Rand ansitzenden, mit breiter freier Fläche ins Lumen vor-

gedrängten Wulst dar. Dieses dicke Ende läßt allmählich eine sich erst nach unten, dann nach innen und oben biegende Lamelle entstehen, bis die $1^1/_2$mal eingerollte Muschel der Vögel resultiert. Dieser Prozeß schreitet von vorn nach hinten fort. Interessant ist, daß ABRAHAM beim Wellensittich die mittlere Muschel während der Embryonalzeit gerollt fand, was beim Erwachsenen nach GEGENBAUR nicht mehr der Fall ist; eine obere Muschel konnte er nicht entdecken.

Trotz dieses verschiedenen Aussehens liegt kein Grund vor, in den beiden Muscheln verschiedenartige Bildungen zu sehen; beide entstehen in völlig gleicher Weise durch Umwachsungs- und Abschnürungsvorgänge an der seitlichen mit Sinneszellen bekleideten Wand der Nasenhöhle und so kann man auch in dem oberen „Riechwulst“ (GEGENBAUR) eine echte Muschel erblicken, gleichviel, wie sich die weit später entstehenden Knorpelstützen verhalten.

Dagegen ist die Vorhofsmuschel, welche ihre Entstehung aus indifferentem, eingestülptem Epithel nimmt, genetisch eine andere Bildung. Auch sie verändert sich noch stark. Ihre Ansatzstelle verschmälert sich und rückt an die Decke hinauf, so daß sie eine herabhängende Platte bildet, welche sich konvex nach innen und vorn vorwölbt, sich um eine ebensolche Einragung der lateralen Wand krümmend. Ihr vorderes Ende bleibt in der Apertura externa von außen sichtbar.

Die ganze Nasenhöhle wächst zeitig in die Länge, wobei die beiden Oeffnungen sich weit voneinander entfernen. Doch verlängern sich nicht alle Teile gleichmäßig. Erst betrifft diese Zunahme hauptsächlich die eigentliche Nasenhöhle, die sich auch erniedrigt; später wird der Vorhof mit Verlängerung des zwischen den Augen gelegenen Ethmoidalteils in die Länge gezogen; noch am 7. Tage ist er erst ein Drittel so lang wie die Haupthöhle, während beide Teile beim erwachsenen Huhn die gleiche Ausdehnung besitzen. Schon am 11. Tage fand BORN zwischen Atrium uud Hauptraum am Boden eine quere Leiste ausgebildet.

Das Auswachsen des Schnabels wirkt auch stark auf die Gestalt des Riechorgans ein. Am 6.—7. Tage (s. Fig. 55) bildet die sekundäre, obere Muschel, von außen gesehen, eine tiefe Bucht am apicalen Blindsack; die eben erst angedeutete Concha vestibuli befindet sich viel weiter nach hinten, direkt unter der primären mittleren Muschel. Das Vorschieben des Schnabels nimmt die Narinen mit, dadurch rückt die Vorhofsmuschel ans apicale Ende; die obere Muschel erhält eine ihrem Namen entsprechende obere Lage und kommt schließlich hinter die mittlere zu liegen.

Der Orbitalsinus legt sich schon früh als Ausstülpung über dem hinteren Ansatz der primären Muschel an; schon das Modell zeigt ihn (s. Fig. 55). Er wächst lateral und nach vorn und hat sich bereits am 10. Tage weiter entwickelt, doch ist von den weiteren Ausstülpungen des Sinus maxillaris und palatinus noch nichts zu sehen.

Fast jeder Untersucher bemühte sich beim Studium der Entwickelung der Vogelnase ein dem JAKOBSON'schen Organ homologes Gebilde in embryonaler Zeit aufzufinden in der richtigen Erwägung, daß ein bei Reptilien und auch Säugern so hoch ausgebildetes Organ doch wenigstens während der Entwickelung beim Vogel Spuren hinterlassen haben müßte. Einige Forscher glaubten auch, entsprechende Organe entdeckt zu haben; GANIN z. B. nahm an, daß in dem Ausführungsgang der seitlichen Nasendrüse am Septum (s. d.) ein Rudiment des-

selben zu erkennen sei, während MIHALCOVICS die Homologie auf den proximalen, engen Anfangsteil des Ganges beschränkt wissen wollte. KÖLLIKER hatte zuerst auf die Aehnlichkeit beider Gebilde hingewiesen, doch hob bereits BORN mit Recht hervor, daß der sich so spät (beim Hühnchen am 8. Tage) vom Epithel des Vorhofs als solider Zapfen abschnürende Drüsengang unmöglich mit dem JAKOBSON'schen Organ zu vergleichen sei, das bei allen Amnioten in weit früheren Stadien (offene Nasenrinne) aus dem Sinnesepithel entsteht.

Und doch ist ein Rudiment desselben vorhanden. Schnittserien durch Hühnerembryonen mit offener Nasenrinne (Kopflänge 5,6 mm) zeigen an der ventralen Partie der medialen Wand des Geruchssackes im Bereich des Sinnesepithels eine seichte Grube, welche, leicht sichtbar von der breiten Oeffnung, nach Lage und Gestalt genau dem JAKOBSON'schen Organ, wie es sich bei Reptilien anlegt, entspricht (s. Fig. 56); ein Vergleich entsprechender Stadien beweist die Homologie deutlich (COHN). Die Einsenkung erstreckt sich als längliche Rinne an der Innenseite des Nasensackes hin, ist allerdings seicht und bleibt nur kurze Zeit kenntlich; schon bei nur wenig älteren Stadien sucht man vergeblich nach der völlig verschwundenen Bildung.

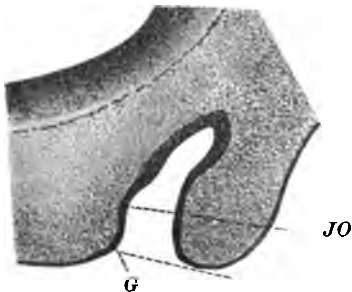


Fig. 56.

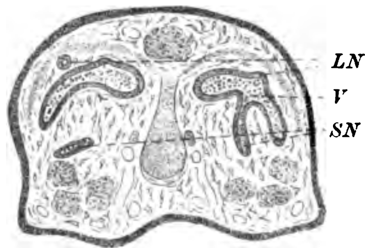


Fig. 57.

Fig. 56. Schnitt durch einen Hühnchenembryo von 5,6 mm Kopflänge. Vergr. 50:1. Nach COHN (1902). *G* Grenze zwischen Sinnes- und äußerem Epithel. *JO* JAKOBSON'sches Organ.

Fig. 57. Querschnitt durch den vorderen Teil des Vorhofes eines Taubenembryos von 10 Tagen. Vergr. 25–30:1. Nach GANIN (1890). *LN* lateraler, *SN* septaler Nasendrüsengang. *V* Vestibulum.

Von Drüsen schnüren sich ein oder zwei größere Anlagen von der Nasenhöhle ab, am 9. Tag auch die Gaumendrüsen vom maxillaren Gaumen.

Die septale Drüse (sonst seitliche Nasendrüse) entsteht beim Hühnchen nach BORN am 8. Tage am hinteren Ende der Innenwand des Vorhofs als solider Epithelzapfen, der nach hinten wächst, weiter in die Vorhof und Nasenhöhle unten trennende Falte (s. p. 48) hineinwuchert und so an die Außenseite gelangt. Erst nachdem er sich dort gespalten hat, — seitlich vom Ansatz der primären Muschel — und Drüsenschläuche von ihm aus weiter nach hinten ausgesproßt sind, erhält er ein Lumen.

GANIN beobachtete bei Gallus, Meleagris, Bonasia, Perdrix allein diesen Ausführungsgang der lateral gelegenen Drüse. Dagegen fand er bei einer großen Reihe von Vögeln (Anser, Anas, Columba, Picus, Sperlings- und Rabenvögel) noch eine zweite Mündung an der lateralen

Seite (s. Fig. 57). Bei Taubenembryonen entsteht am 8. Tage von der äußeren Vorhofswand dicht an der vorderen Grenze des Sinnesepithels in Zusammenhang mit dem hinteren Teil der Concha vestibuli eine solide Knospe, welche nach hinten wächst und am 12. Tage dem hinteren Ende des inneren Ganges schon sehr nahe liegt. Mit Recht homologisiert GANIN diesen Teil der an gleicher Stelle sich bildenden seitlichen Nasendrüse der Reptilien (die STENSON'sche Drüse der Säuger ist wohl anderen Ursprungs, s. u. p. 72), während er den septalen Gang entweder als Rest einer septalen Drüse oder — dies ist nach Obigem zurückzuweisen — als rudimentäres JAKOBSON-sches Organ aufgefaßt wissen will.

8. Säuger.

Die Entwickelung des Geruchsorgans zeigt in der Reihe der Säugetiere inklus. Mensch so geringfügige Differenzen, daß es sich nicht als praktisch erweist, die einzelnen Klassen getrennt zu besprechen; besondere Eigentümlichkeiten in der Entwickelung werden speciell für den Menschen und die Monotremen an geeigneter Stelle gebührend hervorgehoben werden. Nur über die Cetaceen, deren so stark umgebildetes Riechorgan sich noch nicht völlig auf das der anderen Mammalier zurückführen läßt, werden am Schluß dieses Kapitels einige zusammenfassende Bemerkungen angefügt werden.

Erste Anlage: Nasenfeld und Nasenrinne.

Als erste Andeutung des Riechorgans zeigen auch die Säuger eine Verdickung des Epithels zu beiden Seiten des Vorderkopfes, (Area nasalis, Riechfeld, Nasenfeld, HIS). Die Zellen verlängern sich in diesem Bezirk und vermehren sich stark, so daß das Epithel mehrschichtig wird. Dieses Riechfeld ist bald scharf begrenzt, besonders dorsal und nach der Kopfspitze zu, und von ziemlich gleichmäßiger Dicke (s. Fig. 58).

Die Zeit seines Auftretens fällt noch etwas später als bei den Vögeln, jedoch noch vor Sichtbarwerden einer Linsenverdickung (Kaninchen). KEIBEL entdeckte die erste Anlage bei Schweinsembryonen mit 30 Ursegmenten (Normentafel No. 65), beim Kaninchen fand ich sie am 11. Tage (29 Urwirbel). Für den menschlichen Embryo setzt MIHALCOVICS (1899) als Termin den Anfang der 3. Woche. JVAR BROMANN fand bei einem Embryo von beinahe 3 mm Länge weder verdicktes Riech- noch Linsenepithel, ich sah eine Area nasalis von 330 μ Länge, 410 μ dorsalventraler Höhe und 47 μ Dicke bei einem Keime vom Beginn der 4. Woche (s. Fig. 58).

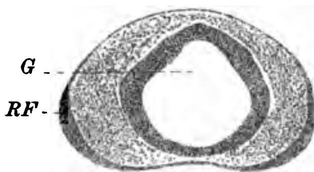


Fig. 58. Schnitt durch den Vorderkopf eines menschlichen Embryos der 4. Woche. No. 137 G. 31 der Sammlung des anat.-biolog. Instituts Berlin. Vergr. 50 : 1. *G* Gehirn. *RF* Riechfeld.

Sehr bald wandelt sich die flache Zellplatte zu einer seichten Einsenkung um; KEIBEL (Normentafel) notiert dies bei einem Schweinsembryo von 40 Ursegmenten, PIPER für einen menschlichen vom 26. Tage (39 Urwirbel), MIHALCOVICS verlegt den Beginn der Fossa olfactoria für den Menschen ans Ende der 3. Woche.

Diese flache Grube senkt sich sodann zu einer tiefen Tasche ein (4. Woche, Mensch, MIHALCOVICS), deren Eingang längsgerichtet ist und deren Boden mit dem Ventralrücken der ganzen Anlage sich nach der Dorsalfläche zu neigt (s. Fig. 59). Auch hier wird die tiefe Rinne anfangs allein von dem wuchernden Sinnesepithel ausgekleidet — die umgebende Oberhaut bleibt lange Zeit durchaus unbeteiligt.



Fig. 59. Schweinsembryo von 20 Tagen mit Nasengrube. Vergr. 5:1. Nach KEIBEL (A. L. II. 1897).

Das Organ bleibt längere Zeit an der Seite des Kopfes liegen; dies wird begünstigt durch ein starkes Vorwachsen des intranasalen Teiles (innerer Stirnfortsatz), wodurch ein Mißverhältnis zwischen den beiden Wänden der Sinnesgrube geschaffen wird; die kurze laterale Wand läßt einen großen Teil der Innenseite unbedeckt; dies ist bei Säugern (Kaninchen) (s. Fig. 59) besser ausgeprägt als beim Menschen, bei welchem der seitliche Stirnfortsatz bald herunterwächst, so daß die Anlage auf die Ventralseite des Kopfes zu liegen kommt (s. Fig. 60).

Drei Prozesse treten jetzt in Thätigkeit und verändern die einfache Rinne: das Auftreten der Gesichtsfortsätze bedingt die Umwandlung derselben in einen Blindsack, welcher durch Durchbruch in die Mundhöhle die primitiven Choanen entstehen läßt; hieran schließt sich die Bildung des sekundären Gaumens an. Sodann werden von den Wänden des Sinnesorgans muschelartige Vorsprünge abgeschnürt, und sehr früh zeigt sich an der Innenwand das JAKOBSON'sche Organ. Diese Vorgänge verlaufen gleichzeitig; doch erfordert ihr Verständnis eine gesonderte Beschreibung der einzelnen Prozesse; über das zeitliche Verhältnis geben die Abbildungen genügende Auskunft.

Bildung der Gesichtsfortsätze und des Nasenblindsackes.

Mit dem Auftreten der Gesichtsfortsätze wölben sich die Ränder der Nasengrube vor und verlagern die Sinneszellen in die Tiefe: es entstehen ein innerer und äußerer Nasenfortsatz, welchen der Oberkieferfortsatz vom 1. Kiemenbogen entgegenwächst. Auch dieser beteiligt sich an der Begrenzung des Riechorgans, wenn auch bei Säugern und beim Menschen in etwas verschiedener Ausdehnung.

Der Geruchssack zeigt bald, daß sein hinteres Ende tiefer eingestülpt ist als das apicale, welches bei Sauropsiden in frühen Stadien steiler eingesenkt war. Dieser hintere Blindsack vertieft sich sehr bald und schnell durch einen Verschluß der Nasenrinne von hinten nach vorn infolge Zusammenwachsens ihrer Ränder. Dies wird bewiesen einmal durch direkte Messungen, welche ergaben, daß trotz der Verlängerung des ganzen Riechsackes die äußere Nasenöffnung sich im Laufe der Entwickelung verkleinert. Ferner sprechen dafür die Beobachtungen, daß bei allen Säugern die Bildung

des Blindsackes im Bereiche der Oberkieferfortsätze beginnt und sich erst später auf die äußeren Nasenfortsätze erstreckt, und daß die anfangs deutlich in der Nasenrinne sichtbare Oeffnung des JAKOBSONschen Organs dem Auge verschwindet und in den abgeschlossenen Teil einbezogen wird (Kaninchen). Einige Zahlen illustrieren das Gesagte: bei einem Kaninchenembryo von 3,1 mm Kopflänge beträgt die Länge des Riechsackes 0,6, die des hinteren Blindsackes 0,08 und der äußeren Oeffnung 0,521 mm; dieselben Verhältnisse betragen bei einem solchen von 3,9 mm Kopflänge 0,720, 0,300 und 0,380 mm.

Die erste Anlage des Blindsackes liegt bei Kaninchen und Mensch im Bereich des Oberkieferfortsatzes. Bald greift aber die Verschmelzung des Ränder beim Kaninchen auf den äußeren Nasenfortsatz über, so daß man bei Säugern den erstgenannten Fortsatz erst später beteiligt glaubte. Doch fand ich noch bei einem Kaninchenembryo von 3,4 mm Kopflänge den hinteren Blindsack seitlich nur vom Oberkieferfortsatz begrenzt. Bei menschlichen Embryonen dagegen bilden diese Auswüchse des 1. Kiemenbogens lange Zeit allein die laterale Wand des Blindsackes; der äußere Nasenfortsatz endet an der hinteren Abgrenzung der Rinne (s. Fig. 60), tritt indes später sicher, wenn auch nur in geringer Ausdehnung, in Verbindung mit dem inneren Nasenfortsatze [1]).

HOCHSTETTER, welcher diese eigenartige Umbildung der Nasenrinne der Säuger zuerst erkannte, bemerkte wohl den Unterschied zwischen Mensch und den anderen Säugern, nahm aber an, daß bei ersterem der laterale Nasenfortsatz überhaupt bei der Bildung des Blindsackes unbeteiligt sei, und glaubte so einen wenn auch unwichtigen Unterschied in der Entwickelung aufstellen zu müssen; diese Differenz beschränkt sich indes nach Obigem auf eine zeitliche Verschiebung in der Verwachsung des betreffenden Fortsatzes mit der medialen Wand des Riechsackes.

Jedenfalls tritt diese Verschmelzung ein und erklärt so ungezwungen den von HIS beschriebenen Befund bei einer menschlichen Mißbildung, welche zwar gespaltene Lippen und Gaumen, aber ein unten abgeschlossenes Nasenloch zeigte: hier war eben nur die Vereinigung des Oberkieferfortsatzes mit dem inneren Nasenfortsatze unterblieben.

Ob TIEMANN recht hat, wenn er bei Fledermaus und Rind die Oberkieferfortsätze erst nach Bildung der primitiven Choanen nach vorn zur Begrenzung der Nase wachsen läßt, bleibt noch zu erweisen.

Das Relief des Gesichtes, welches ein menschlicher Embryo von 10,5 mm Länge zeigt, illustriert am besten beifolgende Abbildung eines Modelles des Vorderkopfes (s. Fig. 60). Der Eingang in die Riechsäcke besitzt eine birnförmige, nach der Kopfsitze zu breite Gestalt; dort läuft die Rinne seicht aus, das Sinnesepithel reicht noch fast bis an den Rand der Grube; im apicalen Teil sind die Nasenfortsätze also noch gering ausgebildet. Im Bereich des geschlossenen Blindsackes buchten sich die inneren Nasenfortsätze aber kugelig vor und bilden die Processus globulares (HIS), welche sich also mit den Oberkieferfortsätzen vereinigt haben. Die Grenze

1) Dies giebt auch HIS (1901) zu in seinem neuesten Aufsatz, der erst nach Fertigstellung dieses Kapitels erschien und daher leider nicht mehr berücksichtigt werden konnte.

dieser Wülste, innerhalb welcher der Nasensack mit der epithelialen Bedeckung des Kopfes zusammenhängt, ist rinnenartig eingezogen (deutlich bei Mensch und Hund, undeutlich beim Schwein).

Die beiden Nasenöffnungen stehen noch weit auseinander; das Septum ist breit und seine Mitte zur Area infranasalis (His) eingesunken. Undeutlich setzt sich ein dreieckiges Feld zwischen den Hemisphären und dem Septum als Area triangularis (His) ab.

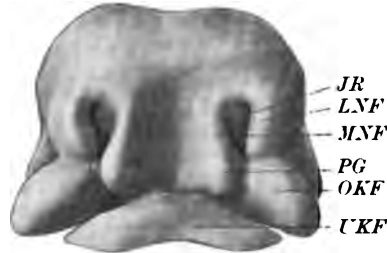


Fig. 60. Modell des Vorderkopfes eines menschlichen Embryos von 10,5 mm Länge. Vergr. 12,5 : 1. Ventralansicht. *JR* Jakobson'sche Rinne. *LNF* lateraler, *MNF* medialer Nasenfortsatz. *PG* Processus globularis. *OKF* Ober-, *UKF* Unterkieferfortsatz.

Bildung des primitiven Gaumens und der primitiven Choanen.

Der Blindsack, dessen Ausdehnung in Fig. 60 durch eine gestrichelte Linie angegeben ist, erreicht noch nicht die Länge des offenen Eingangs, da zeigt schon die Epithelbrücke, welche den Riechsack im Bereich der erwähnten Furche mit dem äußeren Epithel verbindet, den ersten Beginn der Durchreißung auf einer Seite. Diese Dehiscenz schreitet mit dem Längenwachstum des Organs nach beiden Seiten zu fort, ohne den oralen Grund des Blindsackes mit abzuheben. Durch die so geschaffene Brücke tritt Bindegewebe ein und vereinigt die erst nur epithelial verschmolzenen Gesichtsfortsätze auch in ihren mesodermalen Teilen; so bildet das Geruchsorgan einen Blindsack, der apical mit weiter Oeffnung nach außen mündet, eine Strecke weit frei im Mesoderm liegt und mit seinem blinden Ende wieder an die Epidermis stößt.

Diese letzte Verbindung bleibt lange bestehen, hier findet kein Durchbruch von Mesoderm statt. Dagegen weitet sich diese Verschmelzungsstelle mit der Breitenzunahme des Lumens im hinteren Teil des Nasensackes stark aus und wird zu einer dünnen Membran, welche das hintere Ende des Riechorgans von der Mundhöhle trennt (Membrana bucconasalis, Hochstetter). Beim Menschen (s. Fig. 61) ist diese Haut weiter als bei dem Kaninchen (Fig. 69b), bei welchem die beiden Seiten enger aneinander schließen. Die Membran verdünnt sich mit ihrer Verbreiterung immer mehr und reißt schließlich ein, so daß jetzt erst die Nasenhöhle mit dem

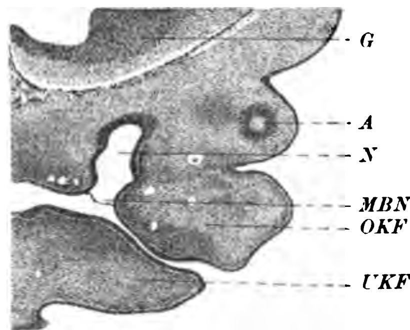


Fig. 61. Schnitt durch das orale Ende des Nasenblindsackes eines menschlichen Embryos des 2. Monats. No. 67 anat.-biol. Institut Berlin. Vergr. 22,5 : 1. *A* Auge. *G* Gehirn. *MBN* Membrana bucconasalis. *N* Nasenhöhle. Der Strich schneidet die Einragung der Maxilloturbinale. *OKF* Ober-, *UKF* Unterkieferfortsatz.

Mund in Verbindung gesetzt wird. Das Geruchsorgan hat jetzt eine vordere Oeffnung (Apertura externa, Narine) und eine hintere (primitive Choane, DURSY; innerer Nasengang, KÖLLIKER) erhalten, welche durch eine mesodermhaltige Substanzbrücke (primitiver Gaumen, DURSY) getrennt sind. Letzterer enthält medial das Material des inneren Nasenfortsatzes, lateral in seiner hinteren Partie das des Oberkieferfortsatzes und in seiner vorderen einen größeren oder kleineren Anteil des äußeren Nasenfortsatzes (s. Fig. 62).



Fig. 62. Modell des Vorderkopfes eines menschlichen Embryos von 15 mm Länge. No. B anat.-biol. Inst. Berlin. Vergr. 12,5 : 1. *AE* Apert. externa. *Ch* primitive Choane. *LNF* lateraler Nasenfortsatz. *O* Auge. *OKF* Oberkieferfortsatz. *Pp* Processus palatini.

Die primitiven Choanen entstehen auf diese Weise bei Mensch, Schwein, Kaninchen, Hund, Rind, Schaf, Fledermaus (TIEMANN). Dagegen beschreibt SEYDEL für Echidna einen anderen Bildungsmodus, welcher dem bei den Sauropsiden beschriebenen entspricht. In erster Anlage fand SEYDEL beim Ameisenigel eine oral auslaufende Nasenrinne, welche durch Bildung der Nasenfortsätze vertieft wird. Diese seitlichen Wülste wachsen einander entgegen, verkleben epithelial in der Mitte ihres Verlaufs und bilden nach Durchbruch der epithelialen Verschmelzungsstelle durch Mesoderm einen primitiven Gaumen, welcher eine Apertura externa und eine von Anfang an offene Choane scheidet. Der Oberkieferfortsatz ist bei frühen Stadien unbeteiligt an der Begrenzung der Nasengrube; erst später schiebt er sich vor und gelangt an die laterale Seite der Apertura interna.

SEYDEL findet in diesem Entwickelungsmodus den primären Charakter, der sich von den Sauropsiden erhalten hat; aus ihm soll sich der für die übrigen Säuger beschriebene herausgebildet haben. Doch ist es nicht unmöglich, daß ihm ein Stadium mit noch bestehender Membrana bucconasalis gefehlt hat, und daß er eine ebenfalls sekundär durchgebrochene Choane vor sich hatte; ist dies nicht der Fall — eine ununterbrochene Reihe von Stadien des kostbaren Materials wäre dazu nötig —, so ist sein Befund allerdings von weittragender Bedeutung.

Es ist das Verdienst HOCHSTETTER's, den Durchbruch der primitiven Choanen beim Säuger- und Menschenembryo entdeckt zu haben. Frühere Autoren (RATHKE, HIS) gaben an, daß auch hier wie bei Reptilien und Vögeln eine Nasenrinne durch 2 seitliche Fortsätze überwölbt und zum Kanal umgestaltet werde; KEIBEL erkannte, daß Bilder, die solches vortäuschten, entstünden, wenn die Embryonen schlecht konserviert waren und das Epithel des Kopfes durch Maceration verloren hatten; dann stand allerdings eine Zeit lang der Riechblindsack mit der Gesichtsfläche durch eine schmale Spalte in Kommunikation.

Die primären Choanen der Säuger inklus. Mensch entstehen also erst durch Eröffnung des hinteren Endes des Nasenblindsackes, nach Durchreißen der Membrana bucconasalis, und es existiert bei Säugern keine primäre Verbindung der Nasenhöhle mit der Mundhöhle, keine Mundnasenrinne (HOCHSTETTER).

Nur oberflächlich ähnelt der hier geschilderte Vorgang der Choanenbildung der Amphibien, bei welchen der Nasensack frei im Mesoderm vorwuchernd in den entodermalen Vorderdarm durchbricht. Bei den Gymnophionen setzte eine Epithelfalte das Sinnesorgan mit der Mundbucht in Verbindung, welche in ähnlicher Weise, wie es für die Säuger beschrieben wurde, vom Mesoderm durchbrochen wird, doch lag diese Falte seitlich von der Riechgrube.

Eine Entscheidung über die Art, wie sich die Choanenbildung der Mammalier von der der Sauropsiden ableitet, ist bei dem Mangel von Uebergangsstadien nicht zu treffen.

Die „primitiven Gaumenspalten“ verlängern sich bald erheblich, so daß (im Gegensatz zu den Amphibien) der primäre Gaumen relativ kurz wird. Ob sich auch ihre hinteren Ränder wieder aneinander legen (DURSY, SEYDEL), ist nicht zu erweisen; jedenfalls bildet die Nasenhöhle bald einen mehr oder weniger weit die Choanen überragenden hinteren Blindsack, der durch eine Lamina terminalis von der Mundhöhle geschieden ist.

Die primitive Nasenhöhle.

Das so entstandene, im Inneren durch Bildung der Muscheln und des JAKOBSON'schen Organs (s. u. p. 60) schon kompliziert gestaltete Riechorgan stellt die primitive Nasenhöhle dar, welche erst durch Hinzufügung eines Teiles der Mundhöhle infolge Bildung des sekundären Gaumens zur sekundären, definitiven Nasenhöhle wird.

Die untere Grenze dieses primitiven Raumes ist scharf zu ziehen. Die anfangs kurzen, dann langen, spaltförmigen, primitiven Gaumenspalten (DURSY) werden beiderseits eingeengt, indem die Ränder derselben sich entgegenwachsen: das untere Ende des noch breiten Septum ladet etwas lateral aus, und am Oberkieferfortsatz bildet sich eine Längsleiste aus (primitive Gaumenleiste, DURSY), welche mit dem darüber liegenden Maxilloturbinale den unteren Nasengang begrenzt, das Septum fast berührt und eine Art von unterem Verschluß für die Nasenhöhle herstellt (s. Fig. 64). Die untere Grenze des primären Nasenraumes liegt also nicht am unteren Rande der Maxilloturbinale, wie KÖLLIKER angab, sondern noch unterhalb des unteren Nasenganges. Auch bei Echidna fand SEYDEL eine gut ausgeprägte, aber bald sich verwischende primitive Gaumenleiste.

Der primitive Gaumen bildet nicht allein einen Teil des definitiven Munddaches, da er auch das Material für die Lippen enthält; mit der stärkeren Absetzung der Gesichts- von der Gaumenfläche zerfällt er in einen Gesichts- und Gaumenabschnitt. Ersterer wird bei der Bildung der Lippen verwandt, bei welcher die Processus globulares mit den Oberkieferfortsätzen verschmelzen. Letzterer bildet den Zwischenkiefergaumen (Palatum praemaxillare) und enthält in seinen seitlichen Teilen nur Material des

Oberkieferfortsatzes, nicht mehr des seitlichen Nasenfortsatzes. Die Processus globulares setzen sich nach HIS beim menschlichen Embryo als Laminae nasales auf den primitiven Gaumen fort und sind durch eine Furche voneinander geschieden. Nach HIS (1880—85) sollen sie das Septum durch Verschmelzung hervorgehen lassen: dieses entstünde demnach „durch mediane Verbindung ursprünglich getrennter Anlagen". Ich glaube eher, daß eine Ausgleichung der Rinne die einheitlich angelegte Scheidewand bildet; von Verwachsungen vermochte ich nirgends etwas aufzufinden.

Bildung des definitiven Gaumens und der Canales nasopalatini (Stenonis).

Obgleich die im folgenden beschriebenen Vorgänge teilweise erst in spätere Zeit fallen, so schließt sich ihre Darstellung am besten an die der Entstehung des primitiven Gaumens an. Die Bildung eines Munddaches hinter den primitiven Choanen wird erst ermöglicht durch Vorwachsen des Ethmoidalteils des Kopfes. Die hinteren Nasenöffnungen rücken damit weiter vor und schaffen somit Platz für Bildungen, die sich pharyngeal über sie hinaus erstrecken. Die anfangs kurze Mundhöhle verlängert sich bedeutend.

Die Bildung des sekundären Gaumens wird eingeleitet durch das Auftreten von sagittal gestellten Wülsten an der Seitenwand der primitiven Mundhöhle, der Innenseite der Oberkieferfortsätze (6.—7. Woche; die Daten beziehen sich auf die Verhältnisse beim menschlichen Embryo, für welchen auch hauptsächlich die Beschreibung gilt). Diese sekundären Gaumenleisten reichen vom vorderen Ende der primitiven Choanen über deren Bereich hinaus bis in den Pharynx hinab, in der Kehlkopfgegend verstreichend. Sie beginnen vorn niedrig, erheben sich in ihrem Verlaufe stärker, um nach einer vorspringenden Ecke (Anlage des Zäpfchens) wieder flacher zu werden (s. Fig. 63). Diese vorspringenden Ecken fand DURSY auch an den Gaumenleisten von Säugetierembryonen, obgleich es bei diesen nicht zur Bildung einer Uvula kommt. Die Processus palatini nehmen die primitiven Gaumenleisten in sich auf, welche eine unbedeutende Schleimhautfalte an ihrem oberen Rande bilden. Ihre freie Kante sieht nach unten, da die Zunge, welche die primäre Mundhöhle völlig ausfüllt, vorerst ein Wachsen nach innen nicht gestattet (s. Fig. 64).



Fig. 63. Gaumen eines 3,8 cm langen menschlichen Foetus. Nach DURSY (1869). *Ae* Apert. externa. *Ch* primitive Choanen, von den Gaumenfortsätzen (*G*) überwölbt, welche in ihrer Mitte zackenartig vorspringen (*z*), zur Anlage der Uvula.

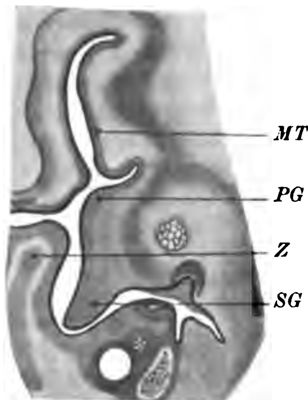


Fig. 64. Frontalschnitt durch die Nasengegend eines Rindsembryos. Nach DURSY (1869). *MT* Maxilloturbinale. *PG* primitive, *SG* sekundäre Gaumenleiste. *Z* Zunge.

Später zieht sich die Zunge nach unten zurück, und die Processus

palatini stellen sich in die Horizontalebene ein: ihre freien Kanten stehen sich gegenüber und beginnen (9.—10. Woche, MIHALCOVICS) sich entgegenzuwachsen, zwischen sich die „sekundäre Gaumenspalte" (DURSY) fassend (s. Fig. 65). Die erste Berührung findet hinter ihrem vorderen Ende statt; die Verschmelzung schreitet von da nach beiden Seiten zu fort und ist in der 11.—12. Woche vollendet. Die primitiven Choanen werden durch diesen Prozeß erst seitlich bedeckt und entschwinden dem Blicke im Laufe des weiteren Wachstums dieser Platten völlig; die Kommunikation zwischen Nasen- und Mundhöhle geschieht dann durch die sekundäre Gaumenspalte und nach deren Schluß allein durch die „sekundären Choanen" über dem hinteren Ende des verwachsenen Gaumens.

Diese Verwachsung ist auch hier anfangs epithelial, später eine mesodermale; als Reste der Epithelien können sich an den Verschmelzungsstellen Epithelperlen erhalten (LEBOUCQ).

Die Vereinigung der Gaumenfortsätze nach hinten vollzieht sich nur bis an die Anlage des Zäpfchens heran, reicht aber über den Bereich der primitiven Choanen heraus; so wird ein hinter dem Riechorgan gelegener Nasenrachengang (Meatus naso-pharyngeus) von verschiedener Länge gebildet, der zwischen Schädelbasis und Gaumen verläuft und die hinteren Nasenöffnungen weit nach hinten verlagert. Noch weiter pharyngeal bleiben die Falten unvereinigt und formieren die Arcus palato-pharyngei. Später scheidet sich der durch die Vereinigung der beiden Platten entstandene Gaumen mit Verknöcherung des vorderen Abschnittes in einen harten und weichen; von letzterem hängt beim Mensch die durch die letzte Verschmelzung entstandene, also auch paarig angelegte Uvula herab.

Die Gaumenleisten verwachsen demnach direkt miteinander, und die beiden Nasenhöhlen kommunizieren noch eine Zeit lang oberhalb dieses Bodens. Doch ist bald der zwischen den primitiven Choanen gelegene Teil der Schädelbasis nach unten gewachsen und verschmilzt von vorn nach hinten mit dem geschlossenen Gaumen, auch hinter den primitiven Choanen den Nasenrachenraum mehr oder weniger weit paarig gestaltend. Dadurch werden die beiden Geruchsorgane völlig voneinander abgeschlossen.

Nach vorn zu gelangen die Gaumenplatten ebenfalls nicht in ganzer Ausdehnung in Berührung; der vordere Teil des zwischen den primitiven Choanen gelegenen Septum senkt sich nämlich tief herunter bis ins Niveau dieser Fortsätze und keilt sich dreieckig zwischen die vorderen Kanten der Gaumenplatte ein (s. Fig. 65).

Mit diesem mittleren Teil vereinigen sich nun die letzteren; die Epithelverschmelzung geht im ganzen Bezirk der Berührung vor sich, das diese Lamelle sprengende Bindegewebe läßt aber jederseits einen nahe der Mittellinie schräg nach innen und unten zur Mundhöhle ziehenden Epithelstrang intakt, welcher später ein Lumen enthält und dann eine Kommunikation zwischen Nasen- und Mundhöhle darstellt; es sind dies die Nasengaumengänge (Ductus nasopalatini, incisivi, Stenonis, s. Fig. 68c).

Diese STENSON'schen Gänge entstehen also durch Aussparen eines kleinen Teiles der sekundären Gaumenspalten, aber nicht im Winkel der Vereinigung der Gaumenplatten mit dem Septum, sondern seitlich davon. Sie ziehen schräg abwärts zur Mundhöhle, wo sie meist

getrennt ausmünden. Zwischen ihnen entwickelt sich ein, aus septalen Teilen hervorgegangenes, papillenartiges Gebilde: Papilla palatina (MERKEL).

Der definitive Gaumen besteht somit in seinem vorderen (intermaxillaren) Teil aus den verschmolzenen Enden der inneren Nasen- und Oberkieferfortsätze, hinten aus einem kleinen (an Ausdehnung wechselnden) Stück Septum und sodann den vom Oberkiefer ausgewachsenen Gaumenleisten.

Durch diesen Vorgang ist die definitive sekundäre Nasenhöhle gebildet worden, welche aus dem primären Nasenraum plus dem obersten Teil der primären Mundhöhle besteht (die sekundäre Mundhöhle besitzt demnach eine geringere Ausdehnung als die primäre). Das zugeschlagene Stück beginnt an den STENSONschen Kanälen und reicht bis zu den definitiven sekundären Choanen. Im Bereich der primitiven Choanen liegt es unter der unteren Muschel und bildet den untersten Teil des unteren Nasenganges, welcher übrigens ebenfalls zeitweise obliteriert und erst sekundär durch Auseinanderweichen der Zellen sein Lumen erhält (s. Fig. 65); der obere Abschnitt des Meatus nar. infer. liegt zwischen Maxilloturbinale und primitiver Gaumenleiste, also schon im Bereich der primitiven Nasenhöhle. Hinter den primitiven Nasenöffnungen setzt sich der Nasenrachengang fort, teilweise unter dem mehr oder weniger ausgebildeten hinteren Blindsack des Riechorgans gelegen und von ihm durch ein Promontorium sphenoidale (Mensch) oder eine längere Lamina terminalis (Säuger) geschieden.

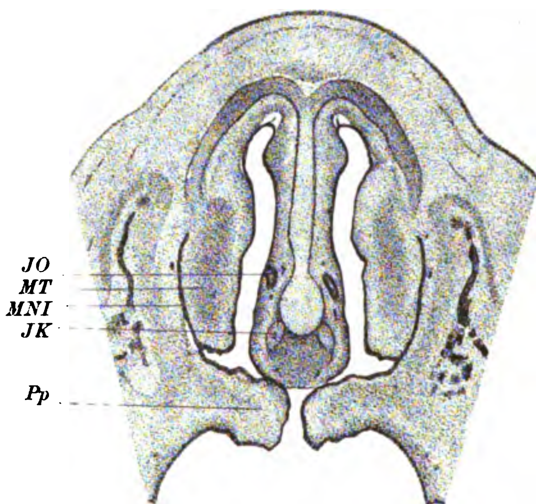


Fig. 65. Schnitt durch das Geruchsorgan eines menschlichen Embryos von 28 mm Länge. G. 33 anat.-biol. Inst. Berlin. Vergr. 20:1. *JO* JAKOBSON'sches Organ. *JK* JAKOBSON'scher Knorpel. *MNI* Meatus narium inferior. *MT* Maxilloturbinale. *Pp* Processus palatini.

Der Grenze zwischen primärer und sekundärer Nasenhöhle entspricht demnach beim Menschen eine Linie, die vom vorderen unteren Winkel des Keilbeins bis zur Nasenöffnung des Canalis incisivus gezogen wird (SCHWALBE); allerdings rücken in späteren Stadien die hinteren Abschnitte der beiden unteren Muscheln des Menschen, die bei jungen Embryonen über dieser Linie liegen, in den kurzen Nasenrachengang hinein, so daß sich die Grenze, die bei Tieren und menschlichen Föten besser sichtbar ist als beim erwachsenen Menschen, allmählich verwischt.

Im einzelnen scheinen in der Gaumenbildung bei verschiedenen Tierklassen einige Unterschiede zu bestehen. So berichtet NUSBAUM,

daß beim Hunde die Processus palatini nur in ihrem hinteren Abschnitt direkt miteinander verschmelzen, während sich vorn die stark nach unten wachsende Nasenscheidewand in ziemlicher Länge zwischen dieselben legt und so nicht unbedeutend zur Bildung des sekundären Gaumens beiträgt; diese Verschmelzung schreitet von vorn nach hinten vor. Auch der STENSON'sche Kanal bildet sich bei demselben Objekt nach NUSBAUM in abweichender Weise; der untere Teil des Nasen- und Mundraum verbindenden Epithelstranges atrophiert nämlich, und erst eine vor diesem Strang von der Mundhöhle aus sich bildende hohle Einstülpung setzt sekundär das obere Stück des Nasengaumenganges mit der Mundhöhle in Verbindung.

Dagegen knüpfen die Befunde SEYDEL's bei Echidna an bekannte Verhältnisse an: am Kieferteil der Oberkieferfortsätze bilden sich die Gaumenleisten aus (s. Fig. 66), welche, ohne vorher nach

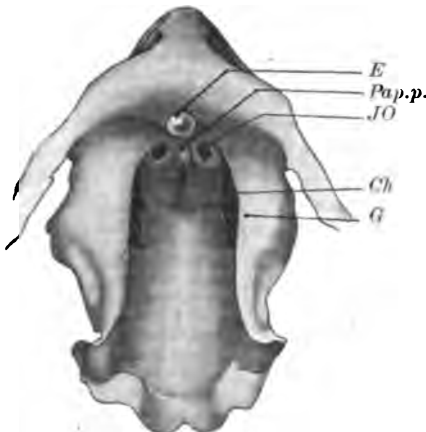


Fig. 66.

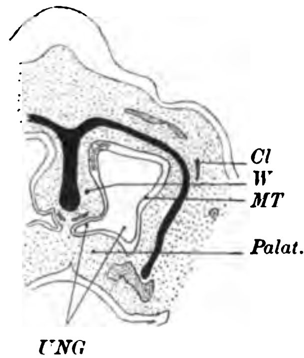


Fig. 67.

Fig. 66. Modell des Munddaches (ohne Schleimhaut) eines Echidna-Embryos (Stad. 44, SEMON). Vergr. 33 : 1. Nach SEYDEL (1899). *Ch* primitive Choane. *E* Eizahn. *G* Gaumenplatten. *JO* JAKOBSON'sches Organ. *Pap.p.* Papilla palatina.

Fig. 67. Schnitt durch die Nase eines älteren Echidna-Embryos (Stad. 46, SEMON). Nach SEYDEL (1899). *Cl* Canal. lacrimal. *MT* Maxilloturbinale. *Palat.* Gaumen. *UNG* unterer Nasengang. *W* unterer Randwulst des Septum.

unten gerichtet zu sein, sich entgegenwachsen und verschmelzen, zuerst am vorderen Ende, an welchem ein Teil des Septum, die Gaumenpapille tragend, in die Bildung des Munddaches mit eingeht. Die STENSON'schen Gänge bleiben beim Verschluß ausgespart. Die Nasenhöhlen sind lange Zeit über dem sekundären Gaumen miteinander in Verbindung. Im hinteren Drittel der Gegend der primitiven Choane erscheint zuerst eine mediane Leiste am Septum, welche mit einer ebensolchen Erhebung des Gaumens verschmilzt, doch ist dieser Verschluß noch bei einer jungen Echidna von 21,5 cm Länge nicht in ganzer Länge erfolgt (PARKER) und beschränkt sich auf den medianen Teil der Scheidewand, so daß der untere Nasengang auch medial vom Septum bedeckt wird (cf. Fig. 67).

Bildung der Muscheln.

Für die Bildung des so hoch entwickelten Muschelapparates der Säugetiere wird das Material von zwei verschiedenen Stellen entnommen; es sind also zwei nebeneinander verlaufende Prozesse auseinanderzuhalten, welche beide zu demselben Resultate führen, die Oberfläche der Nasenschleimhaut zu vergrößern und ins Innere vorragende Wülste, die Conchae nasales, zu bilden. Deutlich sind diese Vorgänge z. B. beim Kaninchen zu verfolgen, während sie sich beim Menschen nicht so schematisch aufdrängen. Dies wohl der Grund, daß auf diese Verschiedenheiten in der Muschelbildung noch von keiner Seite aufmerksam gemacht worden ist. Genaueres hierüber siehe PETER 1902*. Ich bespreche daher Kaninchen und Mensch getrennt.

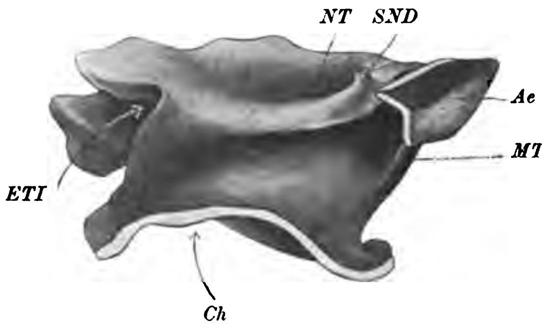


Fig. 68a.

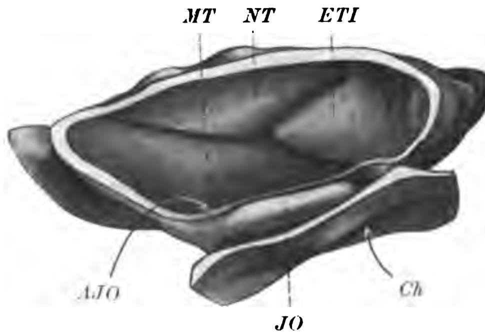


Fig. 68b.

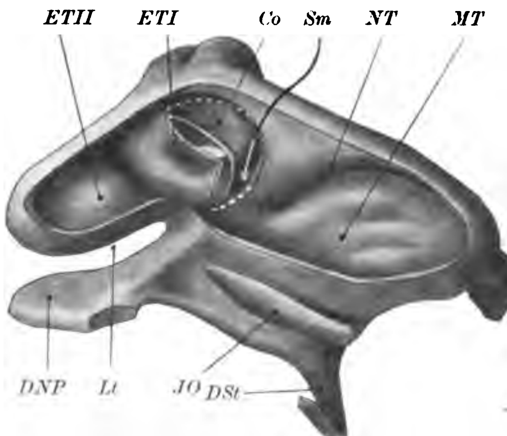


Fig. 68c.

Fig. 68 a—c. Nasenhöhle von Kaninchenembryonen von 13,5 mm Steiß-Scheitellänge (a, b) und 13 mm Kopflänge (c); a von der lateralen Seite, b und c von der medialen nach Wegnahme des oberen Teiles der septalen Wand. a und b nach einem Modell von Dr. GEBERG (Kasan). Vergr. a, b 30 : 1, c 15 : 1. In c ist ein Stück des *ETI* weggenommen, sein Kontur durch punktierte Linien angegeben. *Ae* Apertura externa, verklebt. *AJO* Oeffnung von *JO* JAKOBSON'sches Organ. *Ch* primitive Choane. *Co* Concha obtecta im Recessus posterior superior. *DNP* Ductus naso-pharyngeus. *DSt* Ductus Stenonis. *ET I, II* erstes, zweites Ethmoturbinale. *MT* Maxilloturbinale. *NT* Nasoturbinale. *Lt* Lamina terminalis. *Sm* Sinus maxillaris. *SND* Ausführungsgang der seitlichen Nasendrüse.

Aehnliche Wachstumsprozesse, wie sie bei den Sauropsiden beschrieben wurden, spielen sich im vorderen Teil des Riechsackes des Kaninchens an der lateralen Wand ab. Hier bilden sich 2 übereinander liegende Wülste, konvex ins Lumen hineinragend, ebenfalls durch Umschnürung, d. h. durch Wachstum der zwischen ihnen gelegenen Furchen. Die ventrale Einragung liefert das Maxilloturbinale, die dorsale das Nasoturbinale. Ihre Lage zeigt Fig. 68a deutlich; sie entspricht schon der beim erwachsenen Tiere sich findenden. Die ventrale Muschel ist dicht an der Apertura externa ziemlich scharf vorgebuchtet und läuft, sich verflachend, bis ans hintere Ende des Nasensackes. Die obere dagegen wird erst eine kurze Strecke hinter dem äußeren Eingange kenntlich und schon früher wieder undeutlich. Beide Muscheln begrenzen sich allmählich schärfer; die obere behält ziemlich das embryonale Aussehen, die untere schnürt sich bis auf einen dünnen Stiel vom Mutterboden ab und faltet sich in späten Entwickelungsstadien (s. Fig. 68c) auf ihrer Oberfläche mehrmals ein; so resultieren die verschiedenen komplizierten Formen der Maxilloturbinalia in der Säugetierreihe, welcher Zuckerkandl als doppelt oder einfach gewundene, ästige und gefaltete beschreibt.

Der ganze hintere Abschnitt der Nasenhöhle wird in Fig. 68 von einer anderen Einragung eingenommen, welche sich mit ihrer Spitze zwischen Maxillo- und Nasoturbinale einzwängt und deren Entstehung genauer berücksichtigt zu werden verdient. Die Bildung dieser hinteren Muscheln (Ethmoturbinalia) setzt schon lange vor dem Auftreten der seitlichen ein.

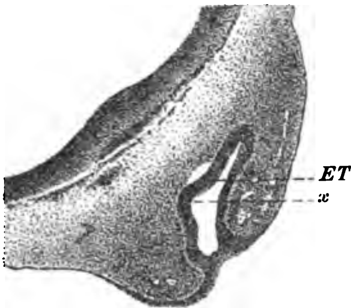


Fig. 69a.

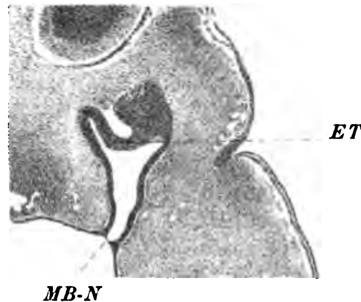


Fig. 69b.

Fig. 69a. Schnitt durch den hinteren Blindsack des Geruchsorgans eines Kaninchenembryos von 3,5 mm Kopflänge. Vergr. 50:1. *ET* Ethmoturbinale I. *x* Knickung der medialen Wand.

Fig. 69b. Schnitt durch das orale Ende des Riechorgans eines Kaninchenembryos von 8,5 mm Steiß-Scheitellänge. Vergr. 50:1. *ET* Ethmoturbinale I. *MB-N* Membrana bucco-nasalis.

Bereits bei Kaninchenembryonen von 3,5 mm Kopflänge läßt sich die mediale Wand des hinteren Abschnittes der Riechgrube, welche erst einen kurzen Blindsack formiert, in zwei in einem Winkel abgeknickte Teile zerlegen: einen ventralen, der steiler aufgerichtet ist und im Verlauf nach vorn das Jakobson'sche Organ birgt, und einen dorsalen, der schräg lateral ansteigt (s. Fig. 69a). Im weiteren Wachstum stellt sich dieses letztere Stück quer, so daß es ein Dach der

Nasenhöhle bildet (s. Fig. 69b), und sondert sich immer schärfer von seinem Mutterboden ab. Diese Verlagerung der septalen Wand ist DURSY nicht entgangen.

Das Dach wird durch weiteres Vertiefen der begrenzenden Furchen ins Lumen eingebuchtet und scheint in späteren Stadien, da besonders die mediale Spalte auswächst, der lateralen Wand zu entstammen, während es genetisch als ein Teil der septalen aufzufassen ist.

Noch vor dem Durchreißen der Membrana bucco-nasalis hat sich ein derartiges plattes, breites, hinteres Ende des Riechsackes gebildet, welches einen stumpfen Epithelfortsatz nach vorn ins Lumen hineinsendet, zu einer Zeit, zu welcher die laterale Wand, im vorderen Teil erst schwach geknickt, die ersten Spuren von Maxillo- und Nasoturbinale trägt.

Durch weiteres oralwärts gerichtetes Wachstum der beiden Seitenfurchen wird diese hintere Nasenwand tiefer ins Innere vorgestülpt, und so entsteht die erwähnte kegelförmige Einragung (Ethmoturbinale I), welche sich zwischen die hinteren Ausläufer der vorderen Turbinalia einschiebt und vorn spitz ausläuft (s. Fig. 68b).

An der Basis dieses noch glatten Kegels finden sich lateral und medial nach hinten gerichtete Ausstülpungen der Nasenhöhle — die Weiterbildung der Furchen, welche das Ethmoturbinale I abschnürten.

Der mediale Blindsack ist wieder von hinten her abgeplattet und in 2 Buchten geteilt, zwischen welchen eine flache Einragung nach vorn ins Lumen sieht. Dieser Vorsprung, welcher vollständig in gleicher Weise wie das erste Ethmoturbinale entsteht, formiert das Ethmoturbinale II, welches sich schärfer abschnürt (s. Fig. 68c), und dem durch fortgesetztes Auswachsen des medialen Recesses weitere homologe Bildungen folgen können. So werden beim Kaninchen 3 selbständig entstehende Ethmoturbinalia aus der septalen Wand herausgeschnitten, deren erstes sich noch in embryonaler Zeit durch eine Furche unvollkommen in 2 sekundäre Wülste gliedert (s. Fig. 68c). Im Laufe der Entwickelung springen diese Muscheln immer spitzer nach vorn vor, und die zwischen ihnen gelegenen Spalten können sich zu Zellen ausweiten. Die Zahl der Riechwülste wechselt in der Säugetierreihe.

Somit entwickeln sich die Ethmoturbinalia nicht, wie allgemein angenommen wird, gleich Maxillo- und Nasoturbinale aus der lateralen Wand des Riechsackes, sondern aus den hinteren oberen Partien der septalen.

Die laterale, oral gerichtete Ausstülpung wird durch eine Einschnürung in einen dorsalen und ventralen Zipfel gespalten (s. Fig. 68a): der First dieses Blindsackes entspricht, da der ganze Ethmoidalkegel ein Produkt des Septum ist, der Grenze zwischen ursprünglich innerer und äußerer Nasenwand. Auch dieser Teil wächst weiter aus und hebt sich im ganzen schärfer von dem vorderen Abschnitt, welcher Maxillo- und Nasoturbinale trägt, ab, indem er sich nach außen vorschiebt. Der Eingang in diese seitwärts vertieften Räume stellt dann eine halbmondförmige Spalte dar, deren vorderer Rand sich ebenfalls apicalwärts konvex vorbaucht (s. Fig. 68c).

Während sich das Maxilloturbinale nach hinten schärfer abgrenzt, läuft das Nasoturbinale flach auf diese Falte aus und erscheint später

mit ihr als einheitliches Gebilde; dann hat man den dorsalen Teil der Falte als hinteren Abschnitt dieser Muschel bezeichnet und den ventralen Processus uncinatus genannt: beide sind aber vom primären Nasoturbinale genetisch verschieden.

Hinter der Plica semilunaris findet sich die gleich geformte Spalte. In ihrem Grund haben sich der bereits erwähnte dorsale und ventrale Zipfel des Blindsackes weiter ausgebildet. Schon Fig. 68a zeigte die untere Abteilung flacher und enger, und hier entwickelt sich der Sinus maxillaris, der sich, mit dünnem Epithel ausgekleidet, nach hinten und nach vorn ausdehnt. Der obere, rundliche, stumpfe Blindsack findet sich im dorsalen breiten Teil der Spalte, dem Recessus posterior superior, wieder. Die äußere Wand desselben entwickelt durch wiederholte Furchenbildung Blindsäcke und Wülste. Letztere liegen seitlich vom Ethmoturbinale I, von demselben bedeckt, und sind Conchae obtectae benannt worden (s. Fig. 68c). Diese nehmen also ihren Ursprung von den hinteren Partien der seitlichen Nasenwand.

Es rechtfertigt sich somit, die von der seitlichen Wand des Nasensackes entspringenden Muscheln als Conchae laterales von den Produkten der Innenwand, den Conchae mediales, zu trennen. Für letztere mag der eingebürgerte Name Ethmoturbinalia beibehalten werden, man bezeichne dann aber nicht das Nasoturbinale als Ethmoturbinale I, sondern vereinige es mit dem sich in gleicher Weise entwickelnden Maxilloturbinale zu einer Gruppe, die man wieder ihrer Entstehung nach als „vordere seitliche Muscheln" von den im Recessus posterior superior vorgebuchteten Conchae obtectae, den hinteren seitlichen Muscheln, unterscheiden kann.

Gewöhnlich hat man nur das Maxilloturbinale von den übrigen Muscheln, die man Riechwülste oder Ethmoturbinalia nannte, getrennt; das Nasoturbinale zählte man als 1. Riechwulst und stellte es den übrigen völlig gleich. Doch erkannten schon Schwalbe und Seydel die Sonderstellung dieser Muschel und forderten ihre Abtrennung von den weiter hinten gelegenen Wülsten; diese Ansicht erwies sich durch den Verlauf der Entwickelung als völlig berechtigt. Die früheren Homologisierungsversuche basierten auf dem Verhalten des knorpeligen oder knöchernen Nasenskelettes oder der Ausbreitung des Riechepithels. Doch entwickeln sich die knorpeligen Stützen zu spät, um für die Beurteilung des morphologischen Wertes der Muscheln benutzt werden zu können, und auch der Charakter des Epithels giebt keinen Anhalt, denn die Auskleidung aller Conchae bestand ursprünglich in gleich gestaltetem Sinnesepithel, das sich verschiedenartig differenzierte, indem das Maxilloturbinale schon früh einen niedrigen Zellbelag erhielt, während das eigentliche Riechepithel sich auf einen größeren oder kleineren Bezirk zurückzog.

Schönemann, dessen Arbeit nach der Abfassung dieses Kapitels erschien, erkannte richtig, daß das Nasoturbinale nicht als Ethmoturbinale aufzufassen sei, und trennte beide Muscheln scharf. Doch glaubte er, daß sich auf dem hinteren Muschelwulst, meinem Ethmoturbinale I, das er als Basiturbinale bezeichnete, durch Furchen die einzelnen Riechwülste abgliederten, während nur das 1. Ethmoturbinale sich teilt und die übrigen selbständig entstehen. Auch giebt er noch an, daß sein Basiturbinale von der lateralen Wand des Riechorgans herstammte, während es von der medialen seinen Ursprung nimmt.

Beim menschlichen Embryo verläuft die Muschelbildung in ähnlicher Weise wie beim Kaninchen; die Reduktion des Geruchsorgans macht sich aber schon in so früher Embryonalperiode geltend, daß die Verhältnisse nicht in derselben Weise klar zu überblicken sind. Man findet im Prinzip denselben Unterschied in der Anlage der Conchae mediales und laterales.

In frühen Stadien ist allein das Maxilloturbinale angelegt: es nimmt die hinteren $^2/_3$ der Seitenwand ein, und zwar in ihrer ganzen Höhe (s. Fig. 61). Allmählich grenzt es sich schärfer ab (Fig. 70) und wird besonders ventral abgeschnürt (s. Fig. 65); diese Furche bildet den unteren Nasengang. Interessant ist, daß im 4. Monat an dieser Muschel auch eine dorsale Lamelle angelegt wird (MIHALCOVICS), so daß sie in diesem Stadium an das doppelt gewundene Maxilloturbinale mancher Säuger erinnert.

Eine die gleiche Ausdehnung besitzende dorsale Muschel, ein Nasoturbinale, wird in frühen Stadien nicht sichtbar, im vorderen Drittel des Riechsackes stehen die Wände einander parallel. Erst sehr spät findet sich über der unteren Muschel, vor dem 1. Ethmoturbinale eine entsprechende flache Erhabenheit, die hier Agger nasi genannt wird.

In späteren Stadien tritt an typischer Stelle — im hinteren oberen Winkel der Nasenhöhle — ein Ethmoturbinale I auf (s. Fig. 70), welches nur schwach ins Lumen vorspringt. Da bei jüngeren Embryonen die Seitenwand über dem mit Respirationsepithel bekleideten Maxilloturbinale keinen Platz mehr für eine zweite Muschel (Fig. 61) bot, so nehme ich mit großer Wahrscheinlichkeit an, daß das Material derselben dem septalen Epithel entnommen worden ist. Diese Muschel ist erheblich schwächer ausgebildet als beim Kaninchenembryo gleichen Stadiums. Nochmals sei hervorgehoben, daß sich das Ethmoidale I im Gegensatz zu den beim Kaninchen beschriebenen Verhältnissen später anlegt als das Maxilloturbinale.

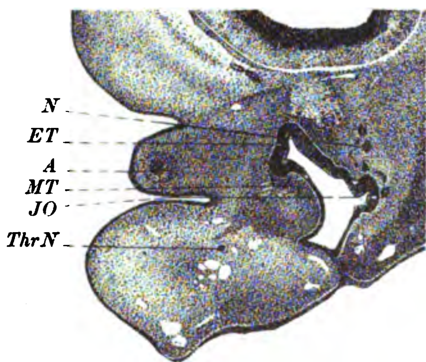


Fig. 70. Schnitt durch die Mitte des Geruchsorgans eines menschlichen Embryos von 15 mm Länge (Fig. 62). Vergr. 22,5 : 1. *A* Auge. *ET* Ethmoturbinale I. *JO* JAKOBSON'sches Organ. *MT* Maxilloturbinale. *N* Nervus olfactor. *ThrN* Thränennasengang.

Ein Embryo von 30 mm Steiß-Scheitellänge zeigt dieses Ethmoturbinale I, die Concha media, weiter ins Lumen vorgebuchtet und hinter demselben eine zweite Einragung abgetrennt, das Ethmoturbinale II, die Concha superior. Auch hier schreitet die Abgliederung weiter fort, und zwar entstehen die Furchen nach KILLIAN nacheinander, die tieferen früher; ZUCKERKANDL's Ansicht vom „Einschieben und Zwischenherauswachsen zwischen vorhandenen Muscheln" bestreitet dieser Forscher.

In ähnlicher Weise, wie oben geschildert, legt sich unter dem Ethmoturbinale I eine halbmondförmige Rinne an, deren vorderer Rand (Processus uncinatus) im 3. Monat deutlich wird,

und in welcher Blindsäcke und Muscheln entstehen. Ventral wächst der Sinus maxillaris aus, dorsal der Recessus frontalis, die Muscheln (Nebenmuscheln der ersten Spalte, s. u. S. 67) entsprechen den Conchae obtectae.

Das späte Erscheinen des Nasoturbinale charakterisiert auch einige andere Säugetierembryonen.

SEYDEL fand bei Echidna schon früh im Bereich der primitiven Nasenhöhle an der Seitenwand den Wulst des Maxilloturbinale, der sich in 2 Teile spaltet; der vordere, ein kleiner Zapfen (s. Fig. 71), bedeckt den Thränenkanal. Erst bei einem Jungen von 12,5 cm Länge fand PARKER diese Muschel gefaltet. Ueber dieser legt sich spät das Nasoturbinale an, SEYDEL's Stadien ließen noch gar nichts von dieser Einragung erkennen. Auch für Manis erwähnt WEBER, daß das Nasoturbinale bei einem 9 cm langen Embryo nur erst schwach angedeutet sei.

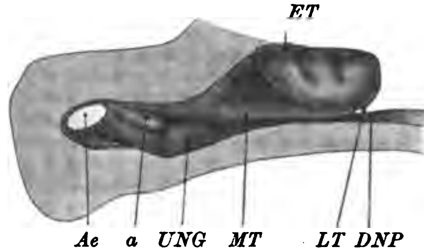


Fig. 71. Modell der lateralen Nasenwand eines Beuteljungen von Echidna (Std. 47, SEMON). Vergr. 20:1. Nach SEYDEL (1899). *AE* Apertura externa. *ET* Ethmoturbinalia. *DNP* Ductus nasopharyngeus. *MT* Maxilloturbinale mit vorderem Wulste *a*. *LT* Lamina terminalis. *UNG* Unterer Nasengang.

Die Ethmoturbinalia entstehen nach SEYDEL's Figuren beim Ameisenigel ebenfalls durch Abknickung des oberen Teiles der medialen Wand. Ein einfacher Wulst, der sich durch 2 Furchen bald in 3 Muscheln teilen soll, springt von der hinteren seitlichen Wand der Nasenhöhle ins Innere vor. PARKER fand bei einem Jungen von 12,5 cm Länge schon 5, bei einem von 25,5 cm 6—7 Riechwülste, die auch schon Zerfall in einzelnen Hervorragungen zeigten.

Genaue Untersuchungen über das Wachstum der Muscheln stellte SCHÖNEMANN an. Er bestätigte die BORN'sche und LEGAL'sche Ansicht, daß dieselben durch Furchen aus der lateralen Wand herausgeschnitten werden und somit „stehen gebliebene Teile der Nasenwandung“ darstellen, nicht aber, wie allgemein angenommen wird, als Einstülpungen ins Lumen der Nasenhöhle entstehen. Er kam zu dem interessanten Resultat, daß das Epithel bei der Bildung der die Muscheln abschnürenden Furchen nach den Stellen des geringsten Widerstandes der mesodermalen Unterlage wachse, und erteilt damit dem Bindegewebe eine, wie mir scheinen will, allzu wichtige Rolle für das Auswachsen der epithelialen Rinnen, welche ja zum Teil bereits vor Differenzierung des Mesoderms in Erscheinung treten.

Ausbildung des Muschelapparates des menschlichen Embryos.

Die weitere Ausbildung der Nase des Menschen haben ZUCKERKANDL und KILLIAN genau studiert, und ich folge den Angaben des letzteren Autors mit der Abweichung, daß ich aus oben entwickelten Gründen das Nasoturbinale nicht als Ethmoturbinale I zähle, sondern es von diesen Riechwülsten trenne; Ethmoturbinale II (KILLIAN) entspricht also meinem ET. I.

KILLIAN fand an der Seitenwand der Nase von Föten des 9.—10. Monats 6 Hauptfurchen, welche nach dem Keilbeinwinkel zu konvergieren, — den die beiden letzten erreichen — und in einen absteigenden und einen fast senkrecht zur Siebplatte aufsteigenden Ast zerfallen (siehe Fig. 72). Doch ist diese Teilung der Rinnen deutlich nur an den vorderen ausgeprägt, auch sind selten alle 6 ausgebildet; ZUCKERKANDL gab ihre Zahl auch nur auf 4 an.

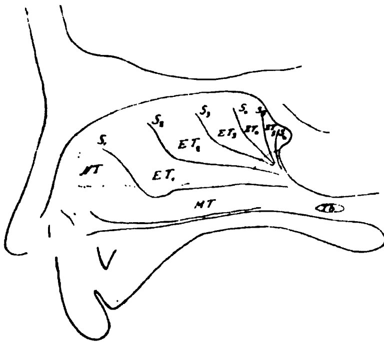


Fig. 72. Schema der Hauptmuscheln und -furchen des menschlichen Foetus. Nach KILLIAN (1896). ET_1—ET_5 1. bis 5. Ethmoturbinale. *MT* Maxilloturbinale. *NT* Nasoturbinale. S_1—S_6 Hauptfurchen. *Tb* pharyngeale Tubenmündung.

Vor diesen Hauptfurchen ragen die 6 Hauptmuscheln hervor, den Rinnen entsprechend, mit Ausnahme der ersten, ebenfalls in ein Crus ascendens und descendens zerfallend, an deren Uebergangsstelle sich bereits in der 14. Woche eine knotenförmige Auftreibung findet. Dieser Lobulus mit Nodulus ist der vorderen Spitze der Ethmoturbinalia der Säugetiere zu vergleichen. Auch hier sind diese Einzelheiten nach hinten zu verwischt. Der erste dieser Wülste ist der Agger nasi und Processus uncinatus, die folgenden die Ethmoturbinalia I—V des menschlichen Embryos.

KILLIAN und vor ihm Andere glaubten auch das Nasoturbinale in das Schema der Riechmuschel einzwängen zu müssen und suchten daher nach einem Crus descendens desselben, den sie im Processus uncinatus gefunden zu haben meinten. Nach obiger Darstellung der Muschelentwickelung ist diese Forderung ebenso unberechtigt, wie sie für das Maxilloturbinale wäre.

Neben diesen Hauptmuscheln fand KILLIAN noch Nebenmuscheln in den Hauptfurchen, wie umgekehrt auf den Wülsten auch Nebenfurchen sichtbar werden können.

Für das Verständnis der weiteren Prozesse ist daran zu erinnern, daß die Hauptausstülpungen der Nasenhöhle bereits vor Bildung des Knorpels entstehen, und daß das Skelett sich erst sekundär um dieselben differenziert. Der Ausgangspunkt für den Sinus maxillaris liegt auch hier im unteren (hinteren) Teil der halbmondförmigen Spalte — die Rinne zwischen Processus uncinatus und der Bulla ethmoidalis, einer Concha obtecta, heißt Infundibulum —, von deren dorsalem Teil aus sich die Stirnhöhle entwickelt. Der Sinus sphenoidalis ist nichts weiter als das hintere, von Knorpel umschlossene Stück der Nasenhöhle selbst. Im Laufe der Entwickelung weiten sich diese bereits vorhandenen Räume aus, im ganzen oder nur in einzelnen Abschnitten, neue stülpen sich aus, das Relief verändert sich durch Resorptionsvorgänge und Synechieen.

Ob wirkliche Verwachsungen stattfinden, wie KILLIAN annimmt, oder ob bei der allgemeinen Größenzunahme Ausgleichungen von Furchen und Ausweitungen eng mündender Buchten solche Verklebungen nur

vortäuschen, ist vorderhand nicht zu entscheiden. Ich möchte eher nach SCHÖNEMANN's Ausführungen letzteres vermuten; da das Resultat das gleiche ist, so verwende ich dennoch KILLIAN's Bezeichnungen, welche die Wachstumsprozesse einfacher darstellen lassen.

Solche Veränderungen gehen in beiden Aesten der Furchen vor sich (s. Fig. 73a, b).

Die aufsteigenden Schenkel beginnen zu verkleben, die hinteren 3 in ganzer Ausdehnung, die vorderen 3 nur oberflächlich, indem der Vorderrand der hinteren Muschel mit der Oberfläche der unteren verwächst. So bilden sich unter diesen Verwachsungen Buchten aus (Recessus ascendentes I—III), welche Teile des Siebbeinlabyrinthes entstehen lassen: die 3. Furche giebt den Ursprung einer selten vorkommenden Siebbeinzelle, die 2. einer hinteren Cellula ethmoidalis, die erste dem Recessus frontalis.

Auch die Rami descendentes IV—VI bleiben seicht und obliteriren völlig, während sich an den 3 vorderen Synechieen ausbilden, welche aber nicht vom freien Rande der Muscheln ausgehen, sondern beiderseits von der Fläche, so daß diese Wülste erhalten bleiben. Die aufsteigenden Schenkel der Muscheln gehen also beinahe völlig zu Grunde, und die bleibenden Conchae repräsentieren fast ausschließlich crura descendentia der ursprünglichen Hauptmuscheln.

Hauptsächlich betrifft diese oberflächliche mit Zellenbildung verbundene Verklebung die in den beiden ersten Furchen gelegenen Nebenmuscheln. Die 3. Furche läßt oft eine Zelle entstehen, welche sich meist mit der des aufsteigenden Astes vereinigt. Die zweite giebt 2 Cellulae Entstehung, einer oberen und unteren, welche durch eine Nebenmuschel geschieden werden. Die erste, welche schon im 2. Monat sichtbar wird, trägt ebenfalls Nebenmuscheln, welche ihrer Lage nach als Conchae obtectae bezeichnet werden müssen, von denen 2 zur Bildung der Bulla ethmoidalis verbraucht werden; ein Recessus superior läßt obere Siebbeinzellen hervorgehen, ein Recessus inferior untere Zellen des Thränenbeins.

Das Antrum maxillare entwickelt sich um die Mitte des 3. Monats aus dem Recessus inferior der 1. Furche und wächst langsam weiter, sein Eingang bleibt dabei eng (im 4. Monat beträgt seine Tiefe 0,5 mm, im 9.—10. 5 mm). Es buchtet die Knorpelwand vor, usuriert sie und gelangt so in den Bereich des knöchernen Oberkiefers.

Der Recessus frontalis, dem oberen Teil der Pars ascendens der 1. Hauptfurche entsprechend (= Recessus post. sup. des Kaninchenembryos), enthält 3 Nebenmuscheln (Conchae frontales) und vordere Siebbeinzellen. Der Sinus frontalis entwickelt sich durch Ausweitung entweder des ganzen Recessus oder nur einer Zelle, kann also doppelten Ursprung nehmen. Auch er tritt erst sekundär mit Knochen in Verbindung, indem er sehr langsam wächst, so daß er zur Pubertät erst eine erbsengroße Grube in dem Os frontale bildet.

Endlich ist, wie schon erwähnt, die Keilbeinhöhle nichts weiter als das hinterste abgeschnürte Stück der Hauptnasenhöhle selbst, welches auch die hinterste Muschel aufnehmen kann. Es gelangt durch Ausweitung in die Conchae Bertini und so ins Keilbein.

Die mit Schleimhaut bedeckten Muscheln erhalten Knorpelstützen; sie lassen nach weiterer Abschnürung eine Lamina basilaris, welche durch die Siebbeinzellen infolge der Synechieen verdeckt ist, und eine Lamina recurvata unterscheiden. Beide Teile enthalten eine pars ascendens und descendens, von denen die erstere sich an der Siebplatte anheftet. Doch sind auch diese einzelnen Abschnitte nur an den vorderen Muscheln ausgeprägt. Die beim Erwachsenen auftretenden Muscheln verteilen sich (nach KILLIAN) auf die des Embryos in folgender Weise:

Concha inferior = Maxilloturbinale; Agger nasi = Nasoturbinale.
Concha media = Ethmoturbinale I, pars desc. + kleiner Teil p. asc.,
Concha superior = Ethmoturb. II oder II—IV partes desc.,
Concha suprema = Ethmoturb. III+IV partes desc.,
Meatus narium superior = Ramus descendens sulci II,
Meatus narium supremus = Ramus desc. sulci III.

Ueber die komplizierten Verwachsungs- und Ausweitungsprozesse geben nachstehende Schemata genügenden Aufschluß. Das schematische Bild wird durch unregelmäßiges Wachstum einzelner Siebbeinzellen, Bildung sekundärer Septa etc. kompliziert. Die Nebenräume lassen sich tabellarisch nach KILLIAN in folgender Weise einteilen, wobei zu bemerken ist, daß als Nebenräume I. Ordnung solche bezeichnet

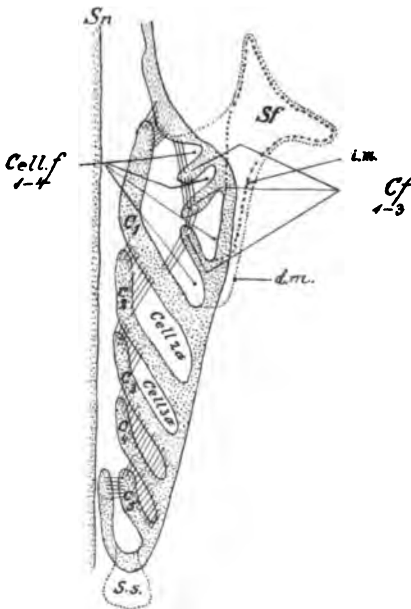


Fig. 73a.

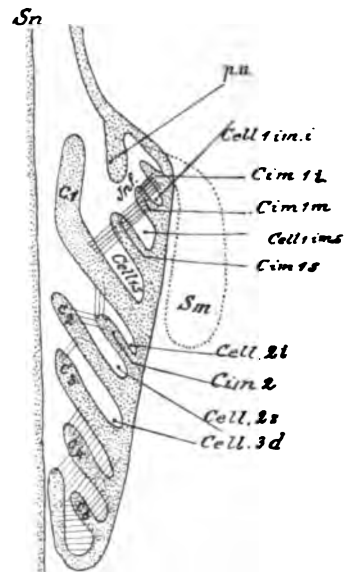


Fig. 73b.

Fig. 73. Schematische Horizontalschnitte durch eine rechte menschliche Nasenhälfte von ursprünglichem Bau, a obere, b untere Etage. Nach KILLIAN (1896) mit zum Teil veränderten Bezeichnungen. C_1—C_5 Hauptmuscheln (Ethmoturbinalia), unter und zwischen ihnen die Hauptfurchen mit aufsteigenden (in a) und absteigenden (in b) Aesten, und mit Nebenmuscheln (*Cim*) resp. Frontalmuscheln (*Cf*). — *Inf* Infundibulum. *pu* Processus uncinatus. *Sf* Sinus frontalis, direkt (*dm*) oder indirekt (*im*) gebildet. *Sm* Sinus maxillaris. *Ss* Sinus sphenoidalis. *Sn* Septum nasale. — Die Striche bedeuten KILLIAN's Verwachsungsstellen, wodurch die Zellen gebildet werden, s. Tabelle.

werden, welche zwischen 2 Hauptmuscheln liegen, als Nebenräume II. Ordnung solche, welche zwischen einer Haupt- und einer Nebenmuschel liegen, während die Zellen III. Ordnung von 2 Nebenmuscheln begrenzt werden.

Etage	Erste Hauptfurche			Zweite Hauptfurche		Dritte Hauptfurche	
	I. Ordnung	II. Ordnung	III. Ordn.	I. Ordnung	II. Ordnung	I. Ordnung	
obere	Stirnbucht mit Stirnhöhle (wenn direkt gebildet)	erste und vierte Stirnzelle *(cell. f_1, cell. f_4)* — mit Stirnhöhle (wenn indirekt gebildet)	zweite und dritte Stirnzelle *(cell. f_2 u. f_3)* — mit Stirnhöhle (wenn indirekt gebildet)	aufsteigende Zelle *(cell. 2a)*	—	aufsteigende Zelle *(cell. 3a)*	meist zu einer vereinigt
untere	—	obere Zelle *(cell. 1s)* Recessus inf. mit Kieferhöhle	obere und untere Zwischenzelle *(cell. 1 im. s. u. i.)*	—	obere Zelle und untere *(cell. 2s u. 2i)*	absteigende Zelle *(cell. 3d)*	meist zu einer vereinigt

Septale Falten.

Außer diesen an der Seitenwand der Nasenhöhle auftretenden Muschelbildungen fand Killian auch am Septum im Bereich des Vomer Schleimhautfalten, welche beim Menschen im 4. Monat des Embryonallebens sichtbar werden, bis zum 8. sich entwickeln und bereits im 9. oder 10. Monat Rückbildungserscheinungen aufweisen. Später schwinden sie, können aber durch Hypertrophie zu Geschwülsten Anlaß geben.

Killian bringt sie in Beziehung zur Durchwärmung der Atmungsluft, welche sich mit der Verkürzung des Nasenrohrs beim Menschen nötig machte; als später mit der Ablenkung des Luftstroms in den mittleren Nasengang die Luft anderweitig vorgewärmt wurde, wurde die Rolle der Falten überflüssig, so daß sie atrophierten.

Uebrigens sind diese Gebilde bereits von Ruysch gesehen und in seinem Thesaurus anatomicus am Septum eines Kindes gut wiedergegeben worden. Er bemerkt dazu: In posteriore et inferiore parte dicti septi quini sexve visuntur sulci obliqui, de quorum usu altum silentium apud auctores, attamen frustraneos esse haud existimandum. Ob diese Falten mit den septalen Wülsten, wie sie z. B. bei Echidna und Dasypus villosus gefunden worden sind, etwas zu thun haben, ist zur Zeit nicht bekannt.

Entwickelung des Jakobson'schen Organs.

Auch bei den Säugern entwickelt sich früh ein Jakobson'sches Organ, welches wegen seiner Lagebeziehungen im ausgebildeten Zustande Organon vomero-nasale genannt wurde; da es aber lange vor der Anlage der Skelettteile entsteht, ist dieser Name genetisch kaum zu rechtfertigen. Beim Menschen hat es Ruysch in der oben erwähnten Abbildung bereits richtig gezeichnet, auch Sömmering ist es nicht entgangen; doch hat Jakobson dasselbe unabhängig von jenen bei Tieren beschrieben — wir besitzen nur Cuvier's Report über diese Untersuchungen —, und nach ihm wurde es benannt. Dursy erkannte es in seiner Bedeutung beim menschlichen Embryo.

Das JAKOBSON'sche Organ legt sich bei Säugern bald als Rinne an, wie bei den Reptilien (dies fand schon GARNAULT), bald als lokalisiertere Einbuchtung in Form einer Grube. Ersteres ist beim Menschen der Fall, letzteres beim Kaninchen.

Beim Kaninchen tritt die Grube am unteren Teil der mittleren Nasenwand im Bereich des Sinnesepithels etwa in der Mitte der Länge der Nasenrinne auf, während diese caudal erst einen kleinen Blindsack aufweist (am 11. Tage, Kopflänge 2,86 mm; s. Fig. 74). Die Delle läuft apical flach aus und ist nach hinten zu scharf und tief begrenzt. Wie bei der Eidechse verlängert sich diese Grube apical zur Rinne, welche fast bis ans vordere Ende des Riechorgans reicht.



Fig. 74. Schnitt durch die Riechgrube eines Kaninchenembryos von 3,4 mm Kopflänge. Vergr. 50 : 1. *JO* JAKOBSON-sches Organ.

Auch bei menschlichen Embryonen ist die Anlage des JAKOBSON-schen Organs früh an völlig gleicher Stelle zu entdecken; in Fig. 60 sehen wir an der Innenwand des Nasensackes eine Furche, welche man bereits als Andeutung des Nebenorgans ansehen muß. Später (Fig. 70) zeigt dies ebenfalls eine scharfe hintere Abgrenzung, nach vorn verliert sich das hohe Sinnesepithel ohne deutliche Grenze in der spitzer gewordenen septalen Rinne. Zu beachten ist die relative Größe der Einsenkung; sie umfaßt einen nicht unbeträchtlichen Teil des Sinnesepithels, nimmt aber an Ausdehnung absolut kaum zu, so daß sie bald unauffälliger wird (s. schon Fig. 70, für später Fig. 65).

Während der weiteren Entwickelung vertieft sich die Rinne nach hinten immer mehr und schließt sich von hinten nach vorn zu, so daß das Organ einen oral blind geschlossenen Sack vorstellt, dessen Eingang sich stetig verengt. Anfangs von der äußeren Nasenöffnung gut zu erkennen, wird es mit der Verengerung derselben ins Innere des Nasensackes gezogen. Beim Kaninchen von 13,5 mm Steißscheitellänge (s. Fig. 68b) bildet es einen langen Schlauch, welcher frei in dem schon stark verschmälerten Septum liegt und an seinem Vorderende durch eine feine Oeffnung mit dem Hauptlumen kommuniziert. Es erhält eine knorpelige Umwandung, die allerdings ihre Beziehung zum Sinnesorgan aufgeben und sich von demselben entfernen kann, wie z. B. beim Mensch (JAKOBSON'sche Knorpel, Cartilagines basales septi, paraseptales; siehe Fig. 65).

Die Mündung des JAKOBSON'schen Organs findet sich bei Nagern und beim Menschen am freibleibenden Teil des Septum, bei ersteren am Boden vor den STENSON'schen Gängen, bei letzterem weiter nach oben liegend. Bei den anderen daraufhin untersuchten Säugetierfamilien (Monotremen, Marsupialier, Manis, Erinaceus, Carnivoren, Ruminantier) senkt sich der vordere den Eingang tragende Teil der Nasenscheidewand tiefer zwischen die vorderen Enden der Processus palatini und wird mit in die Verschmelzung einbezogen. So gelangt das Organ mit seiner Oeffnung in den Nasengaumengang und wird bei der Obliteration des-

selben ebenfalls zeitweise verschlossen, bis es sich später in die Mundhöhle wieder öffnet.

Die Auskleidung des JAKOBSON'schen Organs behält nicht überall den ursprünglichen Charakter des Sinnesepithels; der Eingang, das hintere blinde Ende und die laterale Wand tragen später Cylinderepithel, während die mediale Wand hohes Riechepithel deckt. Der Querschnitt nimmt daher auch eine ovale Gestalt an, indem der Höhendurchmesser die Breite übertrifft; nur beim Maulwurf bleibt er nach MIHALCOVICS rundlich, infolge des ringsum gleichmäßig hohen Epithelbelages. Drüsen wuchern später aus dem oberen und unteren Winkel des längsovalen Rohres, sparsamer auch aus der lateralen Wand heraus.

Gefunden wurde ein JAKOBSON'sches Organ bei Embryonen aller daraufhin untersuchten Säuger mit Ausnahme von Vespertilio und Vesperugo; daß DUVAL und GARNAULT bei der letzteren Chiropterengattung einen Drüsengang als JAKOBSON'sches Organ bezeichnet haben, bewies GROSSER, der das Organ bei Rhinolophus (7,25 mm Steiß-Scheitellänge) gut ausgebildet fand.

Genau hat uns SEYDEL die Entwickelung des JAKOBSON'schen Organs bei Echidna beschrieben. Es entsteht hier aus einer Grube (s. Fig. 75), welche aus dem Bereich des primitiven Gaumens in den vorderen Teil der primitiven Choane gelangt (s. Fig. 68) und so in den STENSON'schen Kanal rückt. Ein vorderer Abschnitt, indifferentes Epithel tragend, gliedert sich bald vom blinden hinteren Ende ab, das an seiner medialen Seite mit Riechepithel ausgekleidet ist. In den Blindsack mündet eine Drüse, welche als erste von allen Nasendrüsen erscheint. Die laterale Wand sinkt ins Lumen ein, noch mehr beim Schnabeltier, bei welchem der Querschnitt dadurch halbmondförmig gestaltet wird. Im Gegensatz zum Ameisenigel, bei welchem die Oeffnung des JAKOBSON'schen Organs an seinem vorderen Ende liegt, zeigt Ornithorhynchus an demselben einen kurzen, mit indifferentem Epithel bekleideten vorderen Blindsack. Ebenso fand RÖSE bei einem Wombat-Embryo die Mündung des JAKOBSON'schen Organs in den Ductus Stenonianus nicht am vorderen Ende, während ein Beuteljunges vom Känguruh (12,7 cm lang) in dieser Beziehung sich an Echidna und die übrigen Säuger anschloß (SYMINGTON).

Das endliche Schicksal dieses interessanten Gebildes ist sehr verschieden; bald stellt es auch beim Erwachsenen ein wichtiges Sinnesorgan dar, bald wird es rudimentär oder geht ganz zu Grunde.

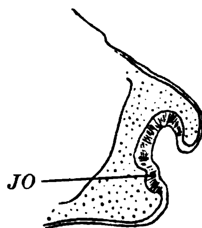


Fig. 75. Schrägschnitt durch die Riechgrube eines Echidna-Embryos (Std. 41, SEMON). Nach SEYDEL (1899). *JO* JAKOBSON'sches Organ.

Sehr stark bildet sich das Organ zurück bei Rhinolophus und beim Menschen. Beim 6-monatlichen Foetus fand KÖLLIKER (1877) einen höchstens 1 mm langen Gang mit längsovalem Querschnitt; doch konnte MERKEL noch beim Erwachsenen alle histologischen Eigentümlichkeiten feststellen: größere Dicke des Epithels der medianen Seite, Drüsenausstülpungen an der oberen und unteren Kante; indeß verödet das kleine Organ häufig infolge der zahlreichen Katarrhe der Nasenschleimhaut.

GEGENBAUR hielt diesen Kanal für ein Homologon der septalen Nasendrüse, wie er sie bei Stenops antraf. Doch läßt sich an der Hand der Entwickelung verfolgen, daß der Gang sich in völlig gleicher Weise anlegt wie das JAKOBSON'sche Organ der übrigen Säuger, als ein früh sichtbares Divertikel der medianen Wand der mit Sinnesepithel ausgekleideten Riechgrube. Somit liegt kein Grund vor, die KÖLLIKER'sche Deutung als JAKOBSON'sches Organ zu verwerfen und für den Menschen den historisch allerdings berechtigten Namen „RUYSCH'scher Gang" einzuführen (HERZFELD). Das Gebilde wird stark rudimentär, wie denn auch die anfangs zu ihm hinlaufenden Fasern des Olfactorius bereits im 4.—5. Monat nicht mehr nachweisbar sind (KÖLLIKER).

Nach dieser Schilderung der Entwickelungsvorgänge an den Choanen und im Innern der Nasenhöhle erübrigt es noch, wenige Worte über die Veränderungen, die an den äußeren Nasenöffnungen vor sich gehen, hinzuzufügen.

Narinen.

An der vorderen Mündung des Nasensackes schreitet die Einbeziehung von äußerem Epithel schnell vor, so daß ein Vorraum, ein Vestibulum, gebildet wird. Doch ist die Ausdehnung desselben schon bei Embryonen kaum festzustellen, da die Grenze gegen das umgebildete Sinnesepithel nicht scharf zu ziehen ist.

Auch bei Säugern werden die Narinen verschlossen, und zwar hier durch eine mächtige Wucherung des Epithels. An dieser Proliferation nimmt wenigstens im Anfang beim Menschen nur die mediale Wand teil, während beim Kaninchen beide Seiten in gleicher Weise in Anspruch genommen werden. Besonders auffällig sind diese Zellmassen am vorderen Ende des Nasenvorhofs, doch greift die Verklebung weiter bis zum Vorderende des Nasoturbinale.

Nasendrüsen.

Während überall zum Feuchthalten der Schleimhaut sich kleine BOWMAN'sche Drüsen ausstülpen, finden sich größere drüsige Bildungen nur in Gestalt der seitlichen und septalen Nasendrüse.

Die seitliche Nasendrüse wurde von STENO entdeckt (daher auch STENO'sche Drüse genannt), von JAKOBSON genauer beschrieben und von KANGRO und SCHWINK in ihrer Entwickelung studiert.

Sie legt sich zu verschiedenen Zeiten an, bald bereits vor vollständiger Ausbildung des Chondrocraniums (Reh, Kaninchen), bald erst nach Auftreten der ersten Verknöcherungen (Rind), und zwar am vordersten Ausläufer des Nasoturbinale, am Beginn des mittleren Nasenganges, noch im Bereiche des Sinnesepithels (s. Fig. 68a). KANGRO's Angabe von der Ausstülpung im oberen Nasengang beim Elen bedarf der Bestätigung. Als erste Andeutung zeigt sich eine offene Einstülpung, welche stets lumenhaltig in der Schleimhaut zwischen Epithel und Knorpelkapsel weiterwuchert, erst nach hinten, dann seitlich absteigend. Der Gang, der verschiedene Erweiterungen zeigt, gelangt endlich in die untere Muschel und läßt erst an seinem Grund, dann auch in seinem Verlauf Acini entsprossen, welche in die Schleimhaut der Highmorshöhle eindringen.

Die Drüse verhält sich ziemlich gleichmäßig bei den untersuchten Arten (Manis, Schaf, Schwein, Reh, Hirsch, Elen, Pferd, Maus, Meerschweinchen, Kaninchen, Hund, Katze, Igel, Fledermaus). Beim Menschen wurde sie trotz JAKOBSON's gegenteiliger Angabe nicht gefunden, auch ich konnte keine Andeutung derselben bei den zur Verfügung stehenden Embryonen entdecken. Während sie bei der Katze hoch entwickelt ist, bildet sich die erst spät auftretende Anlage beim Rind bald wieder zurück. Beim Pferd wandert der etwas weiter choanenwärts mündende Ausführungsgang mit der Bildung der mittleren Muschel auf deren Unterseite ein und verläuft eine Strecke weit in derselben, auch dort Acini bildend.

Einer Homologisierung dieser Drüse mit der seitlichen Nasendrüse der Sauropsiden, wie sie KANGRO und SCHWINK annahmen, steht im Wege, daß sie im Bereich des Sinnesepithels entsteht, während die Ausstülpung bei Reptilien aus der eingestülpten Vorhöhle stattfindet, — sie ist daher wohl als eine neue Erwerbung anzusehen.

Die Entwickelung der septalen Nasendrüse, welche bei Stenops, Nagern und Chiropteren gefunden ist, setzt nach GROSSER bei Vespertilio erst viel später ein als die der anderen Nasendrüsen; SCHWINK zeichnet sie bei Embryonen der Maus von 8 mm Kopflänge und des Kaninchens von 68 mm Körperlänge.

Die kleinen Nasendrüsen entstehen später als die STENO'sche (eine Ausnahme macht das Kaninchen) als solide Zapfen, die der Nebenhöhlen indes ebenfalls als lumenhaltige Ausstülpungen.

Aeußere Nase.

Von einer äußeren Nase, d. h. einem eigenen Gesichtsvorsprung, welcher die Narinen aufnimmt, kann man erst bei den Säugetieren sprechen. Auch hier sind nur wenige Klassen in dem Besitz entweder eines Rüssels (an dessen Vorderende die Naslöcher liegen) oder einer echten äußeren Nase, bei welcher die Nasenlöcher abwärts gerichtet sind (Mensch, Nasenaffe). Speciell interessiert die Entwickelung der Nase des Menschen.

Das erste Modell (Embryo von 9 mm Kopflänge; s. Fig. 60) läßt noch gar nichts von einer äußeren Nase erkennen, die noch weit voneinander getrennten Nasenrinnen treten noch nicht aus dem Gesicht heraus. Erst in der Mitte des 2. Monats (MIHALCOVICS) tritt mit der Bildung der Oberlippe — durch Verwachsung der unterhalb der Pars infranasalis zusammentretenden Processus globulares mit den Oberkieferfortsätzen — eine Erhebung des Gesichtsteils auf, welcher die stark verengten Nasenlöcher trägt. Eine Nasenkante (HIS) wird über den Narinen kenntlich, und die letzteren rücken mit der Verschmälerung des Septum relativ und auch absolut einander näher, so die Bildung eines beide Aperturae externae umfassenden Gebildes erleichternd. (Nach HIS beträgt die Breite der Nasenscheidewand in der 5. Woche 1,7, in der 7. 1,2 mm, in der 9.—10. Woche 0,8 mm.)

Das ganze Gebiet der Nase grenzt sich jetzt schärfer gegen die Umgebung ab (s. Fig. 62): die Nasenlöcher, von den beiden Nasenfortsätzen, welche lippenwärts verschmolzen sind, umrahmt, stehen auf einer Erhabenheit, welche sattelförmig von der Stirngegend ab-

gesetzt ist. Doch sehen die Narinen noch nach vorn; die über ihnen gelegene, von der Area triangularis gelieferte Nasenspitze ist stumpf und ragt wenig hervor, und damit ist der über diesen gelegene, den Nasenrücken und die Nasenflügel tragende Teil sehr niedrig und kurz.

Allmählich wird das stumpfe Organ, welches durch Annäherung der noch sehr weiten Nasenlöcher, die durch den Nasensteg geschieden werden, an Einheitlichkeit gewinnt, länger und spitzer; der gegen den Nasensattel abfallende Rücken verlängert sich, und damit werden die Nasenlöcher aus ihrer frontalen Stellung allmählich nach unten gedrängt, sie kommen schon im 7.—8. Monat der Horizontalen nahe und bleiben in derselben Lage bis zur Geburt. So entsteht die kurze, breite, stumpfe Nase des Neugeborenen, welche erst langsam hauptsächlich mit der Höhenzunahme des Gesichts an Länge gewinnt und ihre individuell charakteristische Gestalt annimmt. Ihre Flügel hat der laterale Stirnfortsatz geliefert, den Steg die Area infranasalis, den Rücken der oberste Teil des mittleren Stirnfortsatzes, die Area triangularis.

In ähnlicher Weise zeigen nach WIEDERSHEIM Föten der Nasenaffen eine Stumpfnase, die erst im Alter das gewaltige herabhängende Organ hervorgehen läßt.

Die Veränderungen der Nasenhöhle nach der Geburt.

Wie DISSE nachwies, verändern sich post partum die Größenverhältnisse der einzelnen Teile der menschlichen Nase nicht unbeträchtlich. Mit der Höhenzunahme des Gesichts bilden sich besonders die unteren Partieen aus; der untere Nasengang, welcher bei Säuglingen durch die tief herabreichende untere Muschel verlegt wird, gewinnt an Ausdehnung und wird vom 3. Jahre an wegsam, bleibt aber bis zum 7. sehr eng. Die Nasenhöhle wächst auch im ganzen nach unten, so daß die bei Embryonen unter dem Gaumen gelegene pharyngeale Tubenöffnung bei Neugeborenen bereits ins Niveau desselben gelangt und im 2. Jahr an der hinteren Spitze der unteren Muschel liegt.

Entwickelung der Nase der Cetaceen.

Anhangsweise sei noch des Entwickelungsganges des so eigenartig umgebildeten Riechorgans der Wassersäugetiere gedacht, über den KÜKENTHAL interessante Ergebnisse mitteilt. Leider fehlen bis jetzt noch frühe Stadien, welche geeignet wären, alle die verschiedenen Ausbuchtungen der Walnase einwandsfrei zu deuten.

Immerhin gelang KÜKENTHAL der Nachweis, daß die Embryonen sich mehr dem allgemeinen Säugercharakter nähern als die erwachsenen Tiere. So fand er die Nasenlöcher bei einem 25 mm langen Embryo von Phocaena communis noch relativ nahe am Mundrande liegen und konnte verfolgen, daß diese sehr schnell nach hinten verschoben werden, um bald ihre definitive Lage am Scheitel des Kopfes einzunehmen. Mit dieser Entfernung vom Lippenrande hängt zusammen, daß die STENSON'schen Gänge nur am vorderen Teil des Gaumens in Rudimenten erhalten bleiben; die ganze übrige Strecke obliteriert. Auch waren die Narinen beim Delphin erst eine kurze Strecke mitein-

ander verwachsen und hatten noch nicht die gemeinsame lange Vorhöhle der Zahnwale gebildet.

Deutlich ließ sich auch ein Riechnerv nachweisen, der bei Zahnwalen (außer Hyperoodon) atrophiert und bei Embryonen in eine Regio olfactoria verlief, welche bei Erwachsenen nur einen kleinen Teil der allein dem Respirationsgeschäft dienenden Nase bildet. Eine ganze Reihe von Ausstülpungen, wie sie sich in dem Riechorgan der Zahnwale finden, zeigten junge Embryonen nur in Rudimenten; sie lassen sich außer der „vorderen oberen Nebenhöhle", welche zwischen den ursprünglichen Riechmuscheln liegt und wohl als Homologon eines Sinus oder einer Zelle anzusehen ist, nicht mit Bildungen in der Nase anderer Säugetiere vergleichen und stellen somit wohl späte Erwerbungen dar.

Rückblick: Homologieen.

Die Mannigfaltigkeit im Bau des Riechorgans der verschiedenen Wirbeltierklassen spiegelt sich in seiner Entwickelung wieder, die sehr verschiedene Wege einschlägt. Es fragt sich nun, wie weit die Kenntnis des Bildungsganges zu einer Homologisierung der einzelnen Teile der Nase in den verschiedenen Familien berechtigt.

Daß Riechfeld und Riechgrube stets gleichzustellen sind, unterliegt wohl keinem Zweifel.

Nasenfortsätze.

Fassen wir den Begriff „Nasenfortsätze" in dem engen Sinne, wie es p. 35 vorgeschlagen wurde, also als Aufwulstungen der äußeren Haut zu beiden Seiten der Nasenrinne, so treffen wir bei allen Gnathostomen mit Ausnahme der Amphibien auf solche Bildungen, die wir, da sie an gleicher Stelle am Riechorgan entstehen, als völlig homolog ansehen können. Im einzelnen ist allerdings ihre endgiltige Gestalt verschieden; nur bei Selachiern bleiben sie getrennt, bei allen anderen verwachsen sie; bei den Fischen liegen sie weiter vom Lippenrande, bei Amnioten tritt zu ihnen der Oberkieferfortsatz heran und bringt sie teilweise mit in Beziehung zur Lippenbildung (Proc. globularis). Somit bildet sich die Oberlippe an sehr verschiedenen Stellen: teils unterhalb, teils innerhalb der Nasenfortsätze (His, Keibel).

Choanen.

Schwieriger ist die Frage zu beantworten, ob die hinteren Nasenöffnungen der amphirhinen Wirbeltiere homologe Bildungen darstellen.

Die Entstehung der Choanen der Reptilien gleicht so sehr derjenigen der Teleostier, daß man dieselben wohl als gleichwertig betrachten kann, obleich die vordere, von Anfang an dem Mundrande näher liegende Oeffnung der Fischnase den Einführungsgang darstellt, also physiologisch der Apertura externa der übrigen Wirbeltiere entspricht. Dies hat seine Ursache in der dorsalen Lage des Organs, welche auch eine Beteiligung an der Lippenbildung ausschließt.

Dagegen wurde gezeigt, daß die Choane der Urodelen und Anuren in den Vorderdarm, also ins Entoderm durchbricht. Der völlig abweichende Bildungsgang der Amphibiennase, welcher wohl

mit dem Larvenleben und der Metamorphose zusammenhängt, hat die bei erwachsenen Tieren den gleichbenamsten Teilen der Amnioten so ähnlich sehenden hinteren Nasenöffnungen auf einem so differenten Wege entstehen lassen, daß an eine Homologisierung von Choanen und Gaumen mit den entsprechenden Bildungen der übrigen Amphirhinen nicht gedacht werden darf, bis Zwischenstadien uns den Schlüssel zum Verständnis dieser eigenartigen Abweichungen geben. Die abseits stehenden Gymnophionen können uns darüber keine Aufklärung verschaffen.

Dagegen kann man innerhalb der Amnioten die inneren Nasenöffnungen (primitiven Choanen) als homolog betrachten, wenn auch die Säuger eine etwas eigenartige Entstehung derselben aufweisen.

Eine sichere Entscheidung gewährt die Entwickelungsgeschichte in der

Muschelfrage.

Schon MIHALCOVICS hat hervorgehoben, daß man bei einem Homologisierungsversuch der Nasenmuscheln von der frühesten Entwickelung dieser Wülste ausgehen muß und nicht die viel später entstehenden knorpeligen oder knöchernen Stützen derselben vergleichen darf. So ist die GEGENBAUR'sche Definition (Jen. Ztschr. VII, 1873), eine Muschel sei „eine von der Wand her einspringende, selbständige, von einer einfachen Fortsetzung des Skeletts der Wand gestützte Einragung“ genetisch nicht begründet. Doch traf auch MIHALCOVICS nicht das Rechte, da er die Muschel der Saurier dem „Riechhügel“ der Vögel und der Siebbeinmuschel der Säuger gleichstellte. Von den Anamiern kämen hier höchstens die Amphibien in Betracht, deren zwischen den Blindsäcken liegende skelettgestützte Einragung man als Muschel bezeichnet hat; eine Homologie derselben mit einem Turbinale der Amnioten dürfte bei der eigenartigen Genese der Amphibiennase kaum durchzuführen sein.

Bei der Beurteilung des morphologischen Wertes der Muscheln ist zu beachten:

1) ob dieselben im Bereich des ursprünglichen Sinnesepithels oder des zum Vorhof eingestülpten äußeren Epithels liegen. Letzteres ist der Fall bei der vorderen, der Vorhofsmuschel der Vögel, welche somit eine eigene Bildung ist. Ersteres betrifft alle übrigen Einragungen; ob sie später von echtem Riechepithel bedeckt sind oder nicht, spielt keine Rolle, da die Umwandlung des ursprünglich gleichmäßigen Wandbelags sich in verschiedenen Grenzen halten kann. Hier entscheidet ein zweiter Faktor ihren Wert.

2) wurde gezeigt, daß die Nasenmuscheln sich an der lateralen Wand der Nasenhöhle, wie auch an dem hinteren abgespaltenen Teil der medialen Wand, anlegen können. Die beiden Gruppen wurden als laterale und mediale Muscheln bezeichnet. Die letztere Bildungsweise war allein bei den Ethmoturbinalia der Säuger beschrieben worden und fehlte den übrigen Amniotenklassen, soweit bekannt.

Alle übrigen Muscheln sind Conchae laterales zu benennen. Die eine Unterabteilung derselben, die durch die halbmondförmige Falte von den vorderen abgespalten wurde, die Conchae obtectae, sind ebenfalls den Mammaliern eigentümliche Bildungen,

denen keine Muscheln der übrigen Vertebraten an die Seite gestellt werden können; nirgends trifft man auf ähnliche Faltenbildung.

Somit bleiben als Conchae laterales anteriores übrig: die Muschel der Saurier und Schlangen, die primäre (mittlere) und sekundäre (obere, Riechhügel) der Vögel und die primäre (untere, Maxilloturbinale) und sekundäre (mittlere, Nasoturbinale) Concha der Säuger. Daß der letztgenannte Wulst von den Ethmoturbinalia völlig zu trennen und mit dem Maxilloturbinale zu vereinigen ist, wurde ausführlich erörtert. Da die primären, früh entstehenden Einragungen, sowie die sekundären, über diesen sich später bildenden völlig an gleicher Stelle abgeschnürt werden, so liegt kein Grund gegen ihre Homologisierung vor, und damit kämen wir zu folgender Einteilung:

I. Muscheln des eingestülpten äußeren Epithels: Concha anterior (vestibuli) der Vögel.

II. Muscheln des ursprünglichen Sinnesepithels:
- 1) angelegt an der lateralen Wand (Conchae laterales):
  - A. den vorderen Teil einnehmend (C. l. anteriores)
    - a) primäre, untere: Concha der Saurier und Schlangen, Concha media der Vögel, Maxilloturbinale der Säuger,
    - b) sekundäre, obere: Concha posterior (Riechhügel) der Vögel, Nasoturbinale der Säuger = Agger nasi (Mensch). [Obere Muschel der Krokodile??]
  - B. den hinteren Bezirk einnehmend: Conchae obtectae der Säuger,
- 2) angelegt im Bereich der ursprünglich medialen Wand: Ethmoturbinalia der Säuger, von vorn nach hinten zu zählen.

JAKOBSON'sches Organ.

Als JAKOBSON'sches Organ wurde bei Amniotenembryonen eine sehr frühzeitig sich anlegende Rinne im Sinnesepithel der medialen Wand der Riechgrube bezeichnet, welche sich zu einem hinten blind endigenden Kanal schließt. In Rudimenten ließ sie sich bei allen daraufhin untersuchten Amnioten nachweisen (Schildkröte??); selbst bei Krokodilen und Vögeln, bei denen das Vorkommen allgemein geleugnet wurde, zeigte sich eine seichte Furche an der typischen Stelle. Dagegen war GANIN's und MIHALCOVICS' Deutung des Ausführungsganges der septalen Drüse der Vögel als JAKOBSON'sches Organ hauptsächlich in Hinsicht auf dessen späte Anlage verworfen worden.

Es erhebt sich nun die Frage, ob auch die Anamnier ein Homologon dieses interessanten Gebildes besitzen; fast in jeder Klasse wurde ein solches beschrieben, doch, wie ich glaube, sind die Deutungen nicht stichhaltig.

Daß die Angaben von SCOTT für Petromyzon und von WINTHER für die Forelle irrig waren, ist bereits erörtert worden.

Schwieriger zu beurteilen sind die Verhältnisse bei den Amphibien. Ziemlich allgemein ist der untere Blindsack, der sich aus der medialen Wand des Riechsackes im Bereich des Sinnesepithels ausstülpt, als JAKOBSON'sches Organ bezeichnet worden; die Lage scheint allerdings die typische zu sein, und das Verhalten der zu diesem Blindsack gehörigen Drüse, welche wie bei Reptilien weit vor den übrigen Nasendrüsen erscheint, ist ein gewichtiger Grund für die Homologie. Indes ist daran zu erinnern, daß die Entwickelung des

Geruchsorgans bei den Amphibien schon sehr früh einen ganz abweichenden Weg einschlägt; das Lumen bildet sich völlig anders als bei den Amnioten, und die mediale Wand enthält daher von Anfang an ganz anderes Material als bei den übrigen Wirbeltieren. Auch die Zeit der Ausstülpung des unteren Blindsackes ist auf ein viel späteres Entwickelungsstadium verschoben, als mit dem Auftreten des JAKOBSONschen Organs vereinbar wäre. Ob man den einen oder anderen Gründen mehr Wert beilegt, ist subjektives Empfinden. Ich stehe einer Benennung des unteren Blindsackes der Amphibien als JAKOBSON'schen Organs nicht sympathisch gegenüber und möchte diese Bezeichnung auf die oben charakterisierte Bildung der Amniotennase beschränkt wissen.

Mißbildungen.

Kurz sei noch auf die Entstehung zweier Mißbildungen hingewiesen, welche in Störungen während der Entwickelung von Nase und Gaumen, und zwar in einem unvollkommenen oder unterbleibenden Verschluß sich normal vereinigender Teile ihre Ursache haben und daher als Hemmungsbildungen aufzufassen sind.

Werden die beiden Gaumenplatten, etwa durch ein nicht erfolgtes Nachuntenrücken der zwischen ihnen eingeklemmten Zunge, an ihrer Vereinigung gehindert, so bleibt der sekundäre Gaumen gespalten, und es findet zwischen Nasen- und Mundhöhle eine Kommunikation statt (Palatum fissum, Wolfsrachen). Diese Spalte kann eine sehr verschiedene Ausdehnung besitzen; sie kann sich auf das ganze Munddach erstrecken oder im geringsten Falle auf eine Teilung des Zäpfchens beschränken. Das Septum narium hängt entweder frei nach unten oder verwächst noch mit einer der Gaumenplatten, wodurch wenigstens eine Nasenhöhle geschlossen wird.

Als Kieferspalte oder Hasenscharte, welche auch vereinigt mit der obigen Mißbildung auftreten kann, bezeichnet man eine seitliche Spaltung der Lippe allein oder des ganzen Kiefers, doppelseitig oder einseitig. Erstere nimmt ihre Entstehung durch mangelhaftes Verwachsen der Oberkieferfortsätze mit den Processus globulares der inneren Nasenfortsätze, welches zur Bildung der Oberlippe führen soll. Die Spaltung des ganzen Kiefers kann nur durch eine Störung bei der Herstellung des primären Gaumens erklärt werden: die Gesichtsfortsätze müssen in frühen Stadien am Aneinanderlegen zur Bildung des oralen Blindsackes verhindert worden sein; dann wächst das Riechorgan als ventral offene Rinne in die Länge, primitiver Gaumen und primitive Choane können sich nicht entwickeln. Später kann eine vollständige oder partielle Verwachsung eintreten.

Litteratur.

Die mit einem * versehenen Arbeiten beschäftigen sich hauptsächlich mit der Entwickelung des Geruchsorgans, welche in den übrigen nur nebensächlich behandelt wird.

Abraham, K. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Wellensittichs. Anat. Hefte. Bd. XVII. 1901.*

Aichel, O. *Kurze Mitteilung über den histologischen Bau der Riechschleimhaut embryonaler Teleostier. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München 1895.*

Ayers, H. *Concerning Vertebrate Cephalogenesis. Journ. Morph. Boston Vol. IV. 1890.*

*Bawden, H. The Nose and Jakobson's Organ with especial Reference to Amphibia. Journ. comp. Neur. Vol. IV. 1894.
Beard, J. The System of Branchial Sense Organs and their associated Ganglia in Ichthyopsida. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXVI. 1886.
*— Morphological Studies. 4. The Nose and Jakobson's Organ. Zool. Jahrb. Bd. III. 1889.
Béranek, E. Sur le développement des nerfs craniens chez les Lézards. Recueil Zool. Suisse. T.I. 1884.
*Berliner, C. Zur Entwickelung des Geruchsorgans der Selachier. Arch. mikr. Anat. Bd. LX. 1902.
Blaue, J. Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut bei Fischen und Amphibien. Arch. Anat. u. Phys. 1884.
*Born, G. Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. II. 1876.
*— Entstehung des Thränenkanals und des Jakobson'schen Organs der Amnioten. Schles. Ges. f. vaterl. Kultur. 1877.
*— Die Nasenhöhle und der Thränennasengang der amnioten Wirbeltiere. Morphol. Jahrb. Bd. V (I. Eidechse, II. Hühnchen). 1879.
*— idem. Morphol. Jahrb. Bd. VIII (III. Ringelnatter). 1883.
Bromann, J. Beschreibung eines menschlichen Embryos von beinahe 3 mm Länge. Morphol. Arb. Bd. V. 1895.
Bujor, P. Contribution à l'étude de la métamorphose de l'Ammocoete. Rev. biol. Nord d. France. 1890—91.
*Burckhardt, R. Untersuchungen am Hirn und Geruchsorgan von Triton und Ichthyophis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LII. 1891.
— Die Einheit des Sinnesorgansystems bei den Wirbeltieren. Verh. V. internat. Zool. Kongr. Berlin. 1901.
*Calberla. Zur Entwickelungsgeschichte des Petromyzon. Amtl. Ber. Vers. deutsch. Naturf. u. Aerzte. 1877.
*Cohn, Fr. Zur Entwickelungsgeschichte des Geruchsorgans des Hühnchens. Arch. mikr. Anat. 1902.
Corning, H. K. Ueber einige Entwickelungsvorgänge am Kopf der Anuren. Morphol. Jahrb. Bd. XXVII. 1899.
*Disse, J. Die Ausbildung der Nasenhöhle nach der Geburt. Arch. Anat. u. Phys. 1889. Suppl.
— Die erste Entwickelung des Riechnerven. Anat. Hefte. Bd. IX. 1897.
Dohrn, A. Der Ursprung der Wirbeltiere und das Prinzip des Funktionswechsels. 1875.
*— Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierleibes. III. Die Entstehung und Bedeutung der Hypophysis bei Petromyzon Planeri. Mitteil. Zool. Station Neapel. Bd. IV. 1882.
*Dursy. Zur Entwickelungsgeschichte des Kopfes. Tübingen 1869.
Duval, M. et Garnault, P. L'organe de Jakobson chez les Chiroptères. Comptes rend. d. l. Soc. de Biol. S. 10. II. 1895.
*Fleischer, R. Beiträge zu der Entwickelungsgeschichte des Jakobson'schen Organs und zur Anatomie der Nase. Sitz.-Ber. Phys.-med. Soc. Erlangen. 1877.
*Ganin, M. Einige Thatsachen zur Frage über das Jakobson'sche Organ der Vögel. Arb. d. naturf. Ges. Charkoff. 1890 (russisch). Im Excerpt Zool. Anz. 1890.
Garnault, K. Contributions à l'étude de la morphologie des fosses nasales. L'organ de Jakobson. Comptes rend. d. l. Soc. d. Biol., S. 10. XII, 1895.
Gegenbaur, C. Ueber das Rudiment einer septalen Nasendrüse beim Menschen. Morphol. Jahrb. Bd. XI. 1886.
— Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskeletts. Morphol. Jahrb. Bd. XIII. 1888.
Grosser, O. Zur Anatomie der Nasenhöhle und des Rachens der einheimischen Chiropteren. Morphol. Jahrb. Bd. XXIX. 1900.
Hatschek, B. Mitteilungen über Amphioxus. Zool. Anz. Bd. VII. 1884.
— Die Metamerie des Amphioxus und Ammocoetes. Verh. Anat. Ges. 1892.
Herzfeld, P. Ueber das Jakobson'sche Organ des Menschen und der Säugetiere. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. III. 1888.
*Hinsberg, V. Die Entwickelung der Nasenhöhle bei Amphibien. I und II: Anuren und Urodelen. Arch. mikr. Anat., Bd. LVIII. 1901.
*— idem. III. Gymnophionen. Arch. mikr. Anat. Bd. LX. 1902.
His, W. Die morphologische Betrachtung der Kopfnerven. Arch. Anat. u. Phys. 1887.
*— Beobachtungen zur Geschichte der Nasen- und Gaumenbildung beim menschlichen Embryo. Abh. math.-phys. Kl. sächs. Ges. Wiss. 1901.
Hochstetter, F. Ueber die Bildung der inneren Nasengänge oder primitiven Choanen. Verh. Anat. Ges. 1891.
*— Ueber die Bildung der primitiven Choanen beim Menschen. Verh. Anat. Ges. 1892.

Hoffmann, C. K. *Zur Entwickelungsgeschichte des Selachierkopfes. Anat. Anz.* **1894.**

***Holm, J. F.** *The Development of the Olfactory Organ in the Teleostei. Morphol. Jahrb.* **1894.**

*— *Some Notes on the early Development of the Olfactory Organ of Torpedo. Anat. Anz. Bd. X.* **1894.***

Jungersen, H. F. E. *Bidrag til Kundskaben om det Jakobsonsk Organ hos Hvirveldyrene. Metropolitanskolens Indbydelsesskrift.* **1881.**

Kaensche, C. C. *Beiträge zur Kenntnis der Metamorphose des Ammocoetes branchialis in Petromyzon. Schneider's zool. Beitr. Bd. II.* **1889.**

***Kangro, C.** *Ueber Entwickelung und Bau der Stenon'schen Nasendrüse der Säugetiere. Diss. inaug. Dorpat.* **1884.**

***Keibel, Fr.** *Zur Entwickelungsgeschichte und vergleichenden Anatomie der Nase und des oberen Mundrandes bei Vertebraten. Anat. Anz. Bd. VIII.* **1893.**

***Killian, G.** *Zur Anatomie der Nase menschlicher Embryonen. Arch. Laryngol. und Rhinol. Bd. II, III, IV.* **1895—96.**

Klein, C. *A further Contribution to the minute Anatomy of the Organ of Jakobson in the Guinea Pig. Quart. Journ. Micr. Sc.* **1881.**

***Kölliker, A.** *Ueber die Entwickelung der Geruchsorgane beim Menschen und Hühnchen. Würzb. med. Zeitschr. Bd. I.* **1860.**

*— *Ueber die Jakobson'schen Organe des Menschen. Festschr. f. Rinecker.* **1877.**

— *Histologische und embryologische Mitteilungen. 2. Der Lobus olfactorius und die Nervi olfactorii bei jungen menschlichen Embryonen. Sitz.-Ber. Würzb. Phys.-med. Ges.* **1882.**

*— *Zur Entwickelung des Auges und Geruchsorgans menschlicher Embryonen. Festschr. für Zürich. Verhandl. d. Phys. -med. Ges. Würzburg. N. F. Bd. XVII.* **1883.**

Kölliker, Th. *Ueber das Os intermaxillare des Menschen und die Anatomie der Hasenscharte und des Wolfsrachens. Nova Acta. Halle.* **1882.**

Kupffer, C. v. *Mitteilungen zur Entwickelungsgeschichte des Kopfes bei Acipenser sturio. Sitz.-Ber. d. Ges. Morph.-Phys. München* **1891(92).**

*— *Studien zur vergleichenden Entwickelungsgeschichte des Kopfes der Cranioten. München, Heft I—IV.* **1893—1900.**

*— *Ueber Monorhinie und Amphirhinie. Sitz.-Ber. der math.-phys. Kl. Akad. Wiss. München.* **1894.**

Langerhans, P. *Untersuchungen über Petromyzon Planeri. Ber. Naturf. Ges. Freiburg, Bd. VI.* **1873.**

Leboucq. *Note sur les perles épithéliales de la voute palatine. Arch. Biol. T. II.* **1881.**

***Legal, E.** *Die Nasenhöhle und der Thränennasengang der amnioten Wirbeltiere (Schwein). Morphol. Jahrb. Bd. VIII.* **1883.** *(Wenig abgeändert als Diss. inaug. Breslau.)*

***Legros, R.** *Développement de la cavité buccale chez l'Amphioxus lanceolatus. Arch. d'Anat. micr. T. I, II.* **1897.**

***Lubosch, W.** *Die erste Anlage des Geruchsorgans bei Ammocoetes und ihre Beziehungen zum Neuroporus. Morphol. Jahrb. Bd. XXIX.* **1901.**

***Lustig, A.** *Sulle cellule epiteliali nella regione olfattoria degli embrioni. Atti R. Accad. Sc. Torino. Vol. XXIII.* **1888.**

Mac Bride, E. W. *Further Remarks on the Development of Amphioxus. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XLIII.* **1900.**

***Madrid-Mureno, J.** *Ueber die morphologische Bedeutung der Endknospen in der Riechschleimhaut der Knochenfische. Referat v. Emery. Biol. Centralbl.* **1886.**

***Marshall, Milnes.** *The Morphology of the Vertebrate Olfactory Organ. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XIX.* **1879.**

***Meek, A.** *On the Occurrence of a Jacobson's Organ, with Notes on the Development of the Nasal Cavity, the Lacrymal Duct and the Harderian Gland in Crocodilus porosus. Journ. Anat. and Phys. Vol. XXVIII.* **1892.**

***Merkel, Fr.** *Ueber das Jakobson'sche Organ des Erwachsenen und die Papilla palatina. Anat. Hefte.* **1892.**

***Mihalcovics, V. v.** *Bau und Entwickelungsgeschichte der pneumatischen Gesichtshöhlen. Verh. Anat. Ges.* **1896.**

*— *Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Nase und ihrer Nebenhöhlen. Handbuch d. Laryng. u. Rhinol. Wien.* **1896*.**

*— *A Jacobson féle szerv. Math. és Termész. Értesitö Budapest.* **1898.**

*— *Nasenhöhle und Jakobson'sches Organ. Anat. Hefte. Bd. XI.* **1898*.**

*— *Untersuchungen über die Entwickelung der Nase und ihrer Nebenhöhlen. Math. nat. Ber. aus Ungarn. Bd. XV.* **1899.**

*— *Ueber das Jakobson'sche Organ. Math.-nat. Ber. aus Ungarn. Bd. XV.* **1899*.**

***Nusbaum, J.** *Zur Entwickelungsgeschichte des Gaumens, der Stenson'schen und Jakobson-schen Kanäle und der Hypophyse beim Hunde. Anz. Akad. Wiss. Krakau.* **1896.**

Parker, W. N. *On some Points in the Structure of the young of Echidna aculeata. Proc. R. Soc. London.* **1894.**

*__Peter, K.__ *Mitteilungen zur Entwickelungsgeschichte der Eidechse. I. Das Wachstum des Riechgrübchens. Arch. mikr. Anat. Bd. LV.* **1900.**

*— *id. III. Die Neuroporusverdickung und die Hypothese von der primären Monorhinie der amphirhinen Wirbeltiere. Arch. mikr. Anat. Bd. LVIII.* **1901.**

— *Der Einfluſs der Entwickelungsbedingungen auf die Bildung des Centralnervensystems und der Sinnesorgane bei den verschiedenen Wirbeltierklassen. Anat. Anz. Bd. XIX.* **1901.***

*— *Zur Bildung des primitiven Gaumens bei Mensch und Säugetieren. Anat. Anz. Bd. XX.* **1902.**

*— *Anlage und Homologie der Muscheln des Menschen und der Säugetiere. Arch. mikr. Anat. Bd. LX.* **1902*.**

*__Preobraschensky, S.__ *Beiträge zur Lehre über die Entwickelung des Geruchsorgans des Huhnes. Mitt. embr. Inst. Wien.* **1892.**

*__Putelli, F.__ *Ueber das Verhalten der Zellen der Riechschleimhaut bei Hühnerembryonen früher Stadien. Mitt. embr. Inst. Wien.* **1889.**

*__Rathke, H.__ *Ueber die Bildung und Entwickelung des Oberkiefers und der Geruchswerkzeuge. Abh. zur Bildungs- und Entwickelungsgeschichte Bd. I.* **1832.**

Rauber, A. *Die Kernteilungsfiguren im Medullarrohr der Wirbeltiere. I. Arch. mikr. Anat. Bd. XXVI.* **1886.**

*__Röse, C.__ *Ueber das rudimentäre Jakobson'sche Organ der Krokodile und des Menschen. Anat. Anz. Bd. VIII.* **1893.**

*— *Ueber die Nasendrüse und die Gaumendrüsen von Crocodilus porosus. Anat. Anz. Bd. VIII.* **1893*.**

*— *Ueber das Jakobson'sche Organ von Wombat und Opossum. Ant. Anz. Bd. VIII* **1893†.**

Ruysch. *Thesaurus anatomicus. Amstelodomi* **1744.**

*__Schmidt, E.__ *Ueber das postembryonale Weiterbestehen des Jakobson'schen Organs und Knorpels beim Menschen und die Beziehungen derselben zu einander. Diss. inaug. Berlin.* **1896.**

*__Schönemann, A.__ *Beitrag zur Kenntnis der Muschelbildung und des Muschelwachstums. Anat. Hefte. Bd. XVIII.* **1901.**

*__Schwalbe, G.__ *Ueber die Nasenmuscheln der Säugetiere und des Menschen. Sitz.-Ber. d. Phys.-ök. Ges. Königsberg. Bd. XXIII.* **1882.**

*__Schwink, J.__ *Ueber den Zwischenkiefer und seine Nachbarorgane bei Säugetieren. München* **1888.**

Semon, R. *Normentafel zur Entwickelungsgeschichte von Ceratodus. Jena.* **1891.**

Seydel, O. *Ueber die Nasenhöhle der höheren Säugetiere und des Menschen. Morphol. Jahrb. Bd. XVII.* **1891.**

*— *Ueber die Nasenhöhle und das Jakobson'sche Organ der Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. XXIII.* **1895.**

— *Ueber die Nasenhöhle und das Jakobson'sche Organ der Land- und Sumpfschildkröte. Festschr. f. Gegenbaur.* **1896.**

*— *Ueber Entwickelungsvorgänge an der Nasenhöhle und am Mundhöhlendache von Echidna nebst Beiträgen zur Morphologie des peripheren Geruchsorgans und des Gaumens der Wirbeltiere. Denkschr. Med.-nat. Ges. Jena. Bd. VI.* **1899.**

Sluyter, C. Th. *Das Jakobson'sche Organ in Crocodilus porosus. Anat. Anz. Bd. VII.* **1892.**

Smith, G. E. *Jacobson's Organ and the olfactory Bulb in Ornithorhynchus. Anat. Anz. Bd. XI.* **1896.**

Sömmering, S. Th. *Abbildungen der menschlichen Organe des Geruches. Frankfurt* **1809.**

Steiner, F. *Ueber die Entwickelung der Stirnhöhlen und deren krankhafte Erweiterung durch Ansammlung von Flüssigkeiten. Langenbecks Arch. Bd. XIII.* **1871.**

*__Symington, M. D.__ *On the Organ of Jacobson in the Kangoroo and Rock-Wallaby. Journ. Anat. and Phys. Vol. V.* **1892.**

*__Tiemann, H.__ *Ueber die Bildung der primitiven Choanen bei Säugetieren. Verh. Phys.-med. Ges. Würzburg. Bd. XXX.* **1896.**

Van Wijhe, J. W. *Ueber den vorderen Neuroporus. Zool. Anz. Bd. VII.* **1884.**

*— *Ueber die Kopfsegmente und die Phylogenie des Geruchsorgans der Wirbeltiere. Zool. Anz. Bd. IX.* **1886.**

Weber, M. *Beiträge zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Genus Manis. Zool. Erg. einer Reise in Niederl.-Ostindien. Bd. II.* **1894.**

Wiedersheim, R. *Beiträge zur Kenntnis der äuſseren Nase von Semnopithecus nasicus. Zeitschrift Morph. Bd. III.* **1901.**

Winther, G. *Fiskenets Ansigt. Naturhist. Tidskr. 3. R. Bd. X.* **1875.**
Wright, R. R. *On the Organ of Jacobson in Ophidia. Zool. Anz.* **1883.**
Ziegler, H. E. *und* **F.** *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte von Torpedo. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXIX.* **1892.**
***Zuckerkandl, E.** *Das periphere Geruchsorgan der Säugetiere. Stuttgart* **1887.**
— *Die Siebbeinmuscheln des Menschen. Anat. Anz. Bd. VII.* **1892.**
*— *Die Entwickelung des Siebbeins. Verh. Anat. Ges.* **1892*.**

Außer in den Lehrbüchern, von denen hier bes. **Kölliker's** *und* **Balfour's** *Entwickelungsgeschichte hervorgehoben werden sollen, ist die Entwickelung des Geruchsorgans in folgenden in A. L. III angeführten Schriften behandelt worden oder sind darauf bezügliche Abbildungen gebracht worden (die eingeklammerte arabische Ziffer giebt die Unterabteilung des Verzeichnisses an)*

Balfour 1878 *(3),* **Balfour** *and* **Parker 1882** *(5),* **Brauer 1899** *(7),* ***Goette 1875** *(7),* **Hatschek 1881** *(1),* **His *1880—1885, *1892** *(11),* **Hoffmann 1882** *(4),* **1884** *(4),* **1890** *(5),* **1896** *(3),* **Kollmann 1868** *(1),* **Kupffer 1890** *(2),* **Nassunow 1894/95** *(9),* **Parker 1880** *(8), außerdem dessen Abhandlungen The Structure and Development of the Skull;* **Price 1896** *(2),* **Rathke 1838** *(8),* **1848** *(8),* ***Sarasin 1890** *(7),* **Scott 1882** *(2),* **1887** *(2),* **Semon 1893** *(6),* ***Völtzkow 1899** *(8),* **Wiedersheim 1890** *(7),* **Wilson 1891** *(4),* **Willey 1891** *(1).*

Natürlich können hier nicht alle Arbeiten, welche das Geruchsorgan kurz erwähnen, nochmals angeführt werden, s. also A. L. III und das Kapitel „Entwickelung des Gesichts".

Sechstes Kapitel.

Entwickelungsgeschichte des Gehörorgans.

Von

Rudolph Krause.

Die Entwickelung des Gehörorgans spielt sich bei den Wirbeltieren in drei großen aufeinander folgenden Perioden ab. Die erste beginnt mit einer Epidermisverdickung, die sich zu einer kleinen Grube einstülpt, und findet ihren Abschluß in der Entstehung eines kleinen, ovalen Bläschens, das dicht unter der Haut liegt. Beide, Bläschen und Haut, sind bei den weitaus meisten Wirbeltieren durch einen Kanal miteinander verbunden, der aber nur bei einer einzigen Gruppe dauernd offen bleibt, bei den übrigen sich von der Epidermis losschnürt und einen kurzen dorsalen Anhang des Ohrbläschens darstellt.

Die zweite Periode charakterisiert sich hauptsächlich durch Ausstülpungsvorgänge, welche jenes primitive Hörbläschen betreffen und an der ventralen, dorsalen, lateralen und medialen Wand desselben angreifen. Es setzt sich dadurch der obere, dorsale Teil der Hörblase, Pars superior, von dem unteren, ventralen Teil, Pars inferior, immer mehr und mehr ab. Aus dem ersteren stülpen sich 3 halbkreisförmige, ungefähr in den drei Ebenen des Raumes orientierte Kanäle aus, die Canales semicirculares; den Rest der Pars superior, in welchen jene Kanäle einmünden, bezeichnen wir als Utriculus. Die Pars inferior der Hörblase dagegen liefert ein rundliches Säckchen, den Sacculus. Er stülpt aus seiner ventralen Fläche wiederum ein kürzeres oder längeres Rohr aus, das sich bei den höchststehenden Formen spiralig in Form eines Schneckengehäuses aufwindet. Je nach seiner Entwickelung bezeichnen wir es als Lagena oder Cochlea.

In der dritten Periode endlich sondern sich die so entstandenen Teile mehr und mehr voneinander. Man kann im allgemeinen sagen, daß, je höher ein Wirbeltier steht, es zu um so größerer Selbständigkeit und Trennung der einzelnen Teile kommt. So trennen sich bei den Säugetieren Utriculus mit den Canales semicirculares und Sacculus fast völlig voneinander und bleiben nur durch die Vermittlung jenes oben erwähnten Labyrinthanhangs, des Ductus endolymphaticus, miteinander in Kommunikation. Es trennt sich aber auch der Sacculus

wiederum von der Cochlea. Hier vermittelt ein sehr feines, noch nicht allzu lange gekanntes Rohr, der Canalis reuniens, den Zusammenhang (HENSEN, 1863).

Andererseits sehen wir wieder bei den tiefstehenden Formen, z. B. den Selachiern, die einzelnen Teile weit offen ineinander übergehen. Hier kommt es zu einer Trennung der Pars superior von der Pars inferior überhaupt nicht, und bei den Petromyzonten vermissen wir sogar einen der 3 Bogengänge. Das Petromyzontenlabyrinth mit seinen mangelhaft abgetrennten beiden Bogengängen bildet eine willkommene Brücke, die uns hinüberführt zum Hörbläschen der Cephalopoden.

Im Laufe der fortschreitenden Entwickelung rückt das Hörbläschen immer mehr in die Tiefe, entfernt sich immer mehr von der Körperoberfläche, dadurch wird natürlich auch die Schallzuleitung eine mangelhaftere. Bei den Wasser bewohnenden Fischen und Amphibien oder

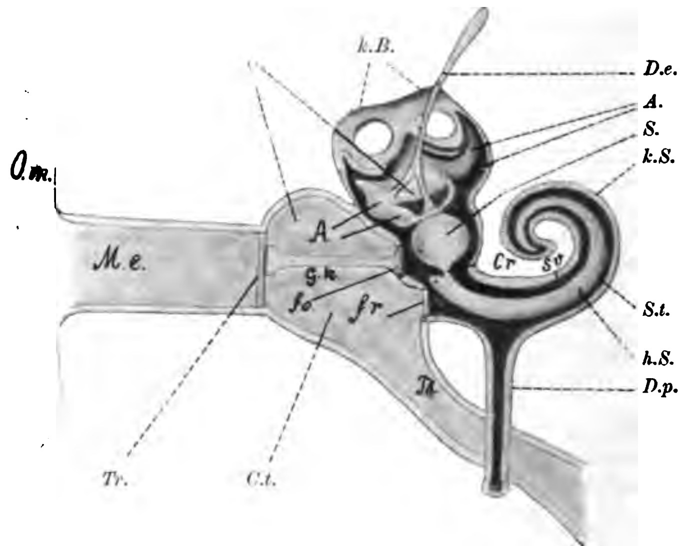


Fig. 76. Schematische Darstellung des menschlichen Gehörorgans nach WIEDERSHEIM. *A.* Ampullen. *Cr.* Canalis reunieus. *C.t.* Paukenhöhle. *D.e.* Ductus endolymphaticus. *F.o.* Foramen ovale. *F.r.* Foramen rotundum. *G.k.* Gehörknöchelchen. *h.B.* häutige Bogengänge. *h.S.* häutige Schnecke. *k.B.* knöcherne Bogengänge. *k.S.* knöcherne Schnecke. *M.e.* äußerer Gehörgang. *O.m.* Ohrmuschel. *S.* Sacculus. *S.e.* Saccus endolymphaticus. *S.t.* Scala tympani. *S.v.* Scala vestibuli. *Tb.* Tube. *Tr.* Trommelfell. *U.* Utriculus. *x* Vorhofsblindsack. *D.p.* Ductus perilymphaticus.

bei den sich kriechend auf dem Boden fortbewegenden Reptilien fällt dieser Umstand weniger ins Gewicht. Bei den höheren landbewohnenden Reptilien, Vögeln und Säugetieren aber mußte für eine bessere Schallzuleitung gesorgt werden. Hier entwickeln sich aus dem 1. und 2. Schlundbogen, aus der 1. Schlundspalte und den angrenzenden Epidermispartieen besondere Hilfsapparate, welche sich dem Labyrinthbläschen oder inneren Ohr angliedern und die wir im Gegensatz zu jenem als mittleres und äußeres Ohr bezeichnen. Sie setzen sich zusammen aus kleinen Knöchelchen, welche einerseits an das Labyrinth, andererseits an die äußere Haut anstoßen und so eine

Verbindung beider bilden. Diese Gehörknöchelchen liegen in einem Hohlraum eingeschlossen, der Paukenhöhle, welche nach innen durch ein kurzes Rohr, die Tuba Eustachii, mit der Rachenhöhle kommuniziert, nach außen aber durch eine Membran geschlossen ist. Die letztere, das Trommelfell, ist die Aufnahmemembran für die Schallwellen und leitet dieselben über auf die Gehörknöchelchen, mit welchen es fest verbunden ist. Nach außen schließt sich an das Trommelfell ein kürzerer oder längerer äußerer Gehörgang, dem als Schalltrichter die Ohrmuschel angefügt ist.

Das mit einer Flüssigkeit, der Endolymphe, gefüllte Labyrinth umgiebt sich mit einer knöchernen Kapsel, welche die Form jenes komplizierten Organs mehr oder weniger getreu nachahmt. Zwischen dem so gebildeten knöchernen und dem häutigen Labyrinth schieben sich dann noch Räume ein, welche ebenfalls mit Flüssigkeit, Perilymphe, gefüllt sind und durch den Ductus perilymphaticus mit den Lymphräumen des Centralnervensystems in Verbindung stehen. Sie sind wesentlich als Schutzeinrichtung für das häutige Labyrinth aufzufassen, dienen aber auch im hohen Grade der Schallleitung.

Für unsere Besprechung kommen ausschließlich die häutigen Teile des Gehörorgans in Betracht, da sich die knöchernen Teile, also knöchernes Labyrinth, knöcherne Paukenhöhle, Gehörknöchelchen und knöcherner Gehörgang, nur in Verbindung mit dem Schädel abhandeln lassen. Sie werden dort ihre Erledigung finden.

Die Bildung des Hörbläschens.

Die ersten Anzeigen von der Entwickelung des Gehörorgans spielen sich ab in einer Zone, welche gelegen ist seitlich vom 3. Hirnbläschen. Hier erscheint das Ektoderm erheblich verdickt in einem länglichen Bezirk, welcher überall ohne scharfe Grenze in das indifferente Ektoderm übergeht. Indem nun innerhalb dieser G e h ö r z o n e eine reichliche Zellwucherung stattfindet, verdickt sie sich immer mehr und setzt sich gleichzeitig schärfer von ihrer Umgebung ab.

In Fig. 77 liegt jederseits vom Nervenrohr (*n*), das sich eben geschlossen hat, die Hörplatte (*h.p.*). Auf der einen Seite ist sie genau senkrecht, auf der anderen etwas schräg geschnitten. Sie besteht aus einem einschichtigen, hohen Cylinderepithel, dessen Zellen von der Mitte der Hörplatte nach der Peripherie zu immer niedriger werden und schließlich in die kubischen Zellen des Ektoderms übergehen. Die Kerne dieser Zellen liegen an der Zellbasis, doch erkennt man auch der Zellperipherie näher vereinzelte Kerne, welche sich aber sämtlich in Mitose befinden. Es scheint so, als ob in diesen Zellen eine Wanderung der Kerne stattfände; wenn sich der Kern geteilt hat, rückt er an die Basis der Zelle.

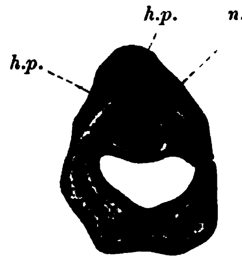


Fig. 77. Schnitt durch die Kopfgegend eines Embryos von Tropidonotus natrix. *hp.* Hörplatte. *n.* Nervenrohr.

Bei anderen Tieren scheint die Hörplatte aus mehreren Reihen übereinander geschichteter Zellen zu bestehen, so beim Hühnchen aus 2—3, bei Mustelus aus 3—4 Schichten (Poli, 1897).

Die Hörplatte bildet sich schon sehr früh, noch vor dem Durchbruch der Schlundspalten, bei Hühnerembryonen von 7—8 Urwirbeln,

Hyla von 2 mm, Mustelus von 3—4 mm, Rana von 7—8 Urwirbeln, Maulwurf von 10 Urwirbeln (HEAPE, 1887, A. L. III, 10), Schaf von 17—18 Tagen, Hund von 16—17 Tagen (POLI, 1897; BONNET, 1891, A. L. II).

Bei denjenigen Wirbeltieren, welche ein zweischichtiges Ektoderm besitzen, wie Teleostier, Ganoiden und Amphibien, betrifft die Epithelverdickung ausschließlich das innere Blatt, während die Deckschicht unverändert über die Hörplatte hinwegzieht. Auch hier wachsen die Zellen jener Grundschicht zu langen Cylinderzellen aus, die in der Mitte der Hörzone am längsten sind, nach den Seiten zu immer niedriger werden und schließlich in kubische Zellen übergehen (1884 C. K. HOFFMANN, A. L. III, 4; 1881 SALENSKY, A. L. III, 5; 1875 GOETTE, A. L. III, 7).

In dem folgenden Stadium bildet sich die Hörplatte zur Hörgrube um, indem sich zunächst die Platte in ihrem Centrum einsenkt, eine napfförmige Vertiefung erhält. Diese Einsenkung verdankt ihre Entstehung wohl hauptsächlich dem Umstand, daß die bei der lebhaften Zellwucherung entstehenden Kerne sämtlich nach der Basis der Zellen wandern. Es wird dadurch die Zellbasis breiter als das periphere Ende; hierzu kommt noch, daß viele Zellen mit ihrem peripheren Ende die freie Oberfläche überhaupt nicht erreichen. Indem sich nun an der Basis der Hörplatte immer eine Zelle nach der anderen eindrängt, wird sich dieselbe mehr und mehr nach innen vorwölben, während die Peripherie der Platte in ihrem Centrum einsinkt.

Bei den Tieren mit zweischichtigem Ektoderm kommt es meist nur zu einer Einstülpung der verdickten Grundschicht. Hier brückt sich Deckschicht ohne jede Einsenkung über die Hörgrube herüber

Ein etwas differentes Verhalten, eine Art Mittelstellung, nehmen die Urodelen ein. Fig. 78 stellt die Hörgrube einer Axolotl-Larve dar. Hier hat sich auch die Deckschicht gar nicht unerheblich eingestülpt, ja es scheint sogar an einer kleinen Stelle zu einer Kommunikation zwischen der eigentlichen Hörgrube und der Außenwelt zu kommen. Die erstere ist außerordentlich flach, nur an einer Stelle, und zwar in der Mitte der Hörgrube, findet sich eine kleine Vertiefung (1892 NORRIS; 1901 KRAUSE).

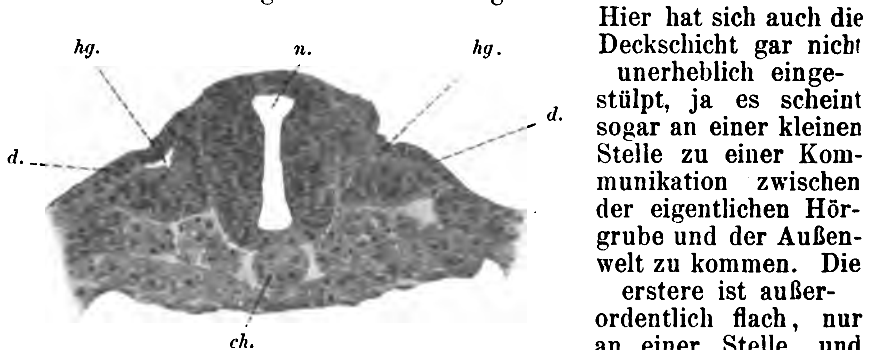


Fig. 78. Querschnitt durch die Kopfgegend einer in Streckung begriffenen Axolotl-Larve. *hg.* Hörgrübchen. *d.* Deckschicht des Ektoderms. *n.* Nervenrohr. *ch.* Chorda.

Hat sich einmal die Hörgrube gebildet, so findet auch bald ein Umschlag ihrer Ränder statt, und zwar beginnt derselbe meist an dem dorsalen Rande der Hörgrube. Man kann diesen Prozeß am schönsten bei den Amphibien verfolgen.

Fig. 79 und 80 stellen zwei derartige Stadien von der Froschlarve dar. In dem ersten Stadium erscheint die Hörgrube noch ziemlich seicht, der dorsale Rand der Grube hat sich aber bereits umgeschlagen, während der ventrale Rand noch kontinuierlich in die Grundschicht des Ektoderms übergeht. In dem folgenden Stadium der Fig. 80 hat



Fig. 79.

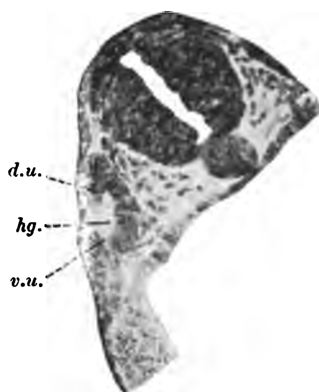


Fig. 80.

Fig. 79 und 80. Zwei Schnitte durch die Kopfgegend zweier in Streckung begriffenen Froschlarven. *hg.* Hörgrübchen. *d.u.* dorsale Umstülpung. *v.u.* ventrale Umstülpung der Hörplatte.

sich nun auch der ventrale Rand, aber viel breiter umgeschlagen, so daß der ventrale Abschnitt der Hörgrube mehr ausgebaucht, der dorsale dagegen mehr zugespitzt erscheint. Im Centrum ist die Hörgrube noch offen, in die Oeffnung aber wölbt sich hinein ein Pfropf von Zellen, der der Grundschicht des Ektoderms angehört.

Der endliche Schluß der Hörblase erfolgt überall durch starke Wucherung der einander zustrebenden Ränder. Dabei wird gleichzeitig die Blase durch das zwischen sie und die Epidermis eindringende Mesenchym mehr und mehr von der Oberfläche abgedrängt. Es kommt so bei manchen Tierklassen ein Stadium, in welchem die Hörblase noch durch einen engen und verhältnismäßig langen Kanal mit der Körperoberfläche in Verbindung steht, wie das die nebenstehende Fig. 81 von der Ringelnatter zeigt. Aehnliches findet sich auch bei den Vögeln. Bei den Säugetieren aber erfolgt der Schluß und die Lösung der miteinander verklebten Ränder der Hörblase von der Epidermis so rasch, daß ein solches Stadium schwieriger zur Beobachtung kommt. Im übrigen scheinen auch individuelle Variationen hier nicht selten vorzukommen.

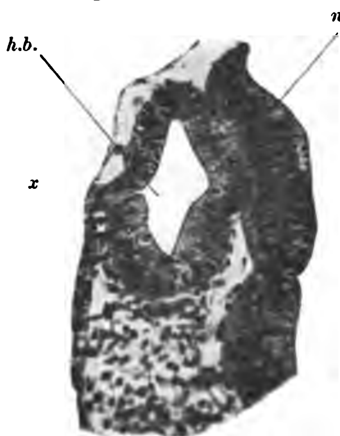


Fig. 81. Schnitt durch die Kopfgegend eines Embryos von Tropidonotus natrix. *hb.* Hörbläschen, bei *x* Mündung des Ganges, der die Abschnürungsstelle darstellt. *n.* Epithel des Nervenrohrs.

Während bei allen Wirbeltieren das Gehörorgan durch eine Grubenbildung des Ektoderms entweder des gesamten Ektoderms oder seiner Grundschicht allein entsteht, machen die Dipnoer eine Ausnahme. Nach einer brieflichen Mitteilung von Herrn Prof. SEMON bildet sich bei Ceratodus zunächst eine Verdickung des Ektoderms, welche sich zu einem Epithelzapfen auswächst. Er trägt an seinem Ende eine solide Epithelkugel, welche sich nach und nach aushöhlt und zu einem rundlichen, später länglichen Hörbläschen wird.

Das primitive Hörbläschen.

Wenn sich das Hörbläschen vollständig von seinem Mutterboden, der Epidermis, abgeschnürt hat, stellt es ein länglich-ovales Bläschen dar, dessen größter Durchmesser bei Amphibien, Vögeln und Säugetieren dorso-ventral, bei Fischen und Reptilien dagegen caudo-cerebral gelagert ist. Die Größenverhältnisse sind bei den einzelnen Wirbeltierklassen nur recht geringen Schwankungen unterworfen. Die größten Hörbläschen besitzen die Vögel, dann folgen die Säugetiere, Fische, Amphibien und Reptilien. Die folgende kleine Tabelle giebt genauere Maße, es bezeichnet dabei d. v. den dorso-ventralen, c. c. den caudo-cerebralen Durchmesser in Millimetern:

	d. v.	c. c.
Hund	0,4	0,3
Meerschwein	0,32	0,25
Kaninchen	0,3	0,2
Hühnchen	0,54	0,4
Ringelnatter	0,14	0,2
Frosch	0,2	0,18
Axolotl	0,25	0,22
Forelle	0,25	0,2

Der dorsale Abschnitt des Bläschens erscheint immer verengt, in medio-lateraler Richtung etwas zusammengedrückt, während der ventrale Abschnitt mehr ausgebaucht ist. Fig. 82 stellt das halbierte Modell eines Hörbläschens vom Kaninchen dar kurz nach der Abschnürung. Die Abschnürungsstelle (x) ist noch deutlich als kleine, nach innen vorspringende Zacke der Epidermis wahrzunehmen. Der obere, engere Teil setzt sich scharf gegen den unteren, weiteren ab und liefert den Ductus endolymphaticus.

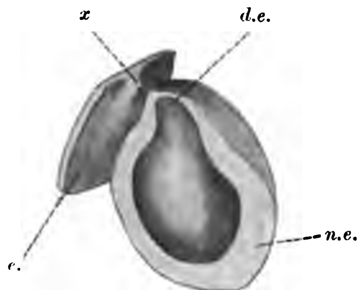


Fig. 82. Modell des Hörbläschens eines Kaninchenembryos kurz vor der Abschnürung; bei *x* die Abschnürungsstelle von der Epidermis (*e.*). *d.e.* die Anlage des Ductus endolymphaticus. Bei *n.e.* erscheint die Wand des Bläschens verdickt. Das ursprüngliche Modell ist halbiert.

Fig. 83 zeigt ein etwas älteres Stadium vom Hühnchen. Hier erfolgt die Abschnürung erst viel später als beim Kaninchen und beim Säugetier überhaupt. Es steht hier das Bläschen noch in offener Kommunikation mit der Körperoberfläche, obgleich schon Veränderungen in die Erscheinung treten, welche uns in die zweite Periode der Ohrentwickelung hinüberführen. Es hat sich nämlich lateral von dem stark verengerten, oberen Teil der Hörblase die laterale Wand blasig vorgestülpt und dadurch die Hörblase von der Epidermis mehr abgedrängt.

Wenn das Hörbläschen sich von der Epidermis abgeschnürt hat, besteht seine Wandung aus einer ein- oder mehrfachen Lage von Zellen. Auch hier zeigt sich wiederum die Eigentümlichkeit, daß die Mitosen immer das freie, d. h. dem Inneren des Bläschens zugekehrte Ende der Zellen einnehmen.

Die Wand des Bläschens ist fast überall gleich dick, nur im medio-ventralen Winkel findet sich eine merkliche Verdickung.

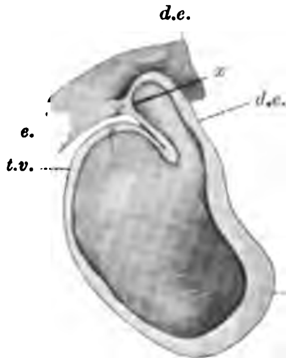


Fig. 83.

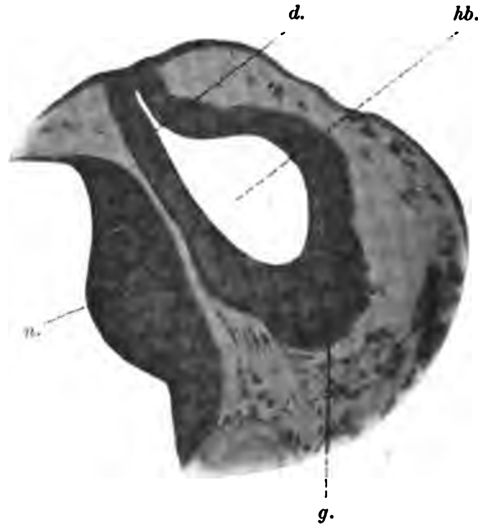


Fig. 84.

Fig. 83. Modell der Hörblase eines Hühnerembryos kurz vor der Abschnürung (halbiert). *e.* Epidermis. *d.e.* Ductus endolymphaticus, der bei *x* in offener Verbindung mit der Epidermis steht. *t.v.* Tasche für die vertikalen Bogengänge.

Fig. 84. Schnitt durch das Hörbläschen von Scyllium canicul. *hb.* Hörbläschen. *d.e.* Ductus endolymphaticus, bei *x* dessen Mündung an der Oberfläche. *g.* das der ventralen Wand angelagerte Ganglion acusticum. *n.* Epithel des Nervenrohrs.

Bei den Amphibien, bei welchen die Wand sonst überall einschichtig ist, legen sich hier 2 Zellschichten übereinander. Dieser Epithelverdickung, deren Bedeutung für das Organ später erörtert werden soll, liegt medial oder auch etwas mehr ventral ein Zellhaufen an, welcher das Ganglion acusticum darstellt (Fig. 84). Es schmiegt sich der Wand des Bläschens innig an und steht durch den Nervus acusticus mit dem Hirn in Verbindung.

Die Bildung des Ductus endolymphaticus.

Mit der Abschnürung der Hörblase steht bei vielen Tierklassen die Bildung eines Ganges in Zusammenhang, welcher bei den Selachiern aus dem Labyrinth an die Körperoberfläche führt, bei den meisten anderen Wirbeltieren dagegen sich zu einem lateral oder dorsal vom Hirn gelegenen Sack erweitert. Wir bezeichnen denselben als Labyrinthanhang, Ductus endolymphaticus, Recessus labyrinthi oder Aquaeductus vestibuli.

Bei Selachiern, Vögeln und Säugetieren stellt der Ductus endolymphaticus in gleicher Weise in einer gewissen Phase der Entwickelung den Verbindungsgang zwischen Hörbläschen und Außen-

welt dar. Bei den Säugern schnürt er sich sehr frühzeitig, bei den Vögeln etwas später und bei den Selachiern niemals von der Epidermis ab.

Wie im vorigen Kapitel gezeigt wurde, ist dieser Gang in seiner Anlage bereits vorhanden, bevor sich noch das Hörbläschen geschlossen hat (1899 POLI, 1899 CORNING, 1900 KUPFFER, 1901 KRAUSE, 1901 PETER). Er stellt nämlich den dorsalsten, verengten Teil der Hörblase dar und bildet sich bei allen Wirbeltieren in gleicher Weise. Vielfach ist behauptet worden, daß der Gang erst sekundär durch Ausstülpung aus der Hirnblase entstehe. Das entspricht aber nicht den Thatsachen, denn es ist in Wirklichkeit der Ductus endolymphaticus der ursprünglichste Teil der Hörblase, da ihr dorsaler Rand, wie früher erörtert wurde, sich zuerst umstülpt und damit die Bildung des Ganges einleitet. Die Fig. 85 und 86 demonstrieren das Schicksal des Ganges nach Schluß des Hörbläschen. Fig. 75 zeigt das

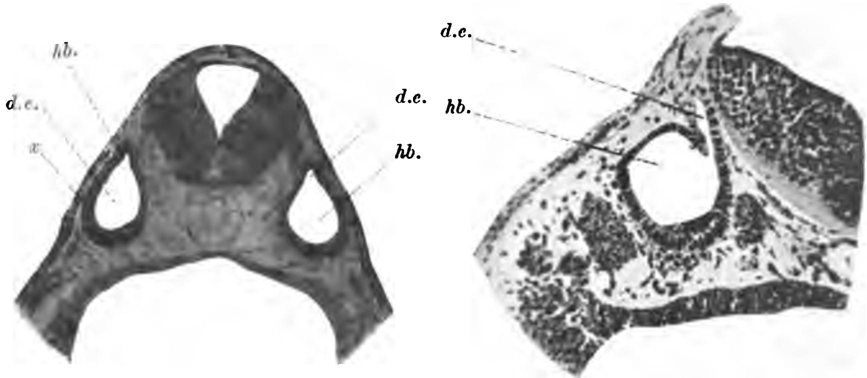


Fig. 85. Fig. 86.

Fig. 85. Schnitt durch die Kopfgegend einer eben gestreckten Froschlarve. *hb.* Hörbläschen, oben geschlossen, bei *x* noch in Verbindung mit der Grundschicht des Ektoderms. *d.e.* Anlage des Ductus endolymphaticus.

Fig. 86. Schnitt durch den Kopf einer Axolotl-Larve. *hb.* Hörbläschen. *d.e.* Ductus endolymphaticus.

Bläschen eben geschlossen, auf der einen Seite noch mit der Epidermis in Verbindung. Am dorsalen Ende der Blase ist deutlich schon der Gang abgesetzt. Dadurch nun, daß, wie Fig. 86 beweist, der ventrale Abschnitt des Bläschens sich stark lateral vorbuchtet, wird der Gang von der übrigen Hörblase abgesetzt, und seine Mündung kommt an die mediale Fläche der Hörblase zu liegen.

Ebenso wie bei den Amphibien verläuft im Prinzip die Entwickelung des Ganges bei allen anderen Wirbeltieren, so daß unseres Erachtens damit auch die viel erörterte Homologieenfrage entschieden ist. Es ist der Ductus endolymphaticus der höheren Wirbeltiere völlig homolog jenem Gang, der bei den Selachiern das Labyrinth mit der Körperoberfläche verbindet.

Eine andere Frage ist die, ob die Spitze des Ductus endolymphaticus auch mit der Verschlußstelle des Hörbläschens zusammenfällt. Es scheint das in der That meistens der Fall zu sein, so bei Säugern und Vögeln (1899 KEIBEL, 1901 KRAUSE), dagegen trifft es

nicht zu für die Reptilien und Cyclostomen (1899 Poli, 1900 Kupffer, 1901 Krause, 1901 Peter). Dadurch daß diese beiden Fragen miteinander verquickt worden sind, ist ein lebhafter Streit, über die Homologie dieses Ganges entstanden, indem die einen, dem Vorgang Balfour's (1881, A. L. II) folgend für die Homologie mit dem Ausführungsgange des Selachierlabyrinths eintraten (1890 Hoffmann, A. L. III, 8; 1898 Hertwig, A. L. II; 1901 Krause), die anderen mehr oder weniger ablehnend sich verhielten (1898 Hellmann, 1897 Poli, 1898 Netto, 1901 Peter).

Eine Ausnahmestellung unter den Wirbeltieren nehmen in dieser Beziehung die Knochenfische ein, sie besitzen überhaupt keinen Ductus endolymphaticus. Wenn sich bei ihnen das Hörbläschen abgeschnürt hat, ist von einem solchen Gang gar nichts zu bemerken (1887 von Noorden). Das, was man (1872, 1881 Retzius, 1873 Hasse) mit diesem Namen belegte, hat entwickelungsgeschichtlich nichts damit zu thun. Es entsteht erst sehr spät, dann, wenn schon alle anderen Teile des Gehörorgans ausgebildet sind, und stellt einen kleinen, sich aus dem Sacculus ausstülpenden Recessus dar, der nie eine bedeutendere Ausdehnung erlangt und niemals an seinem Ende eine sackförmige Erweiterung trägt. Bei vielen Knochenfischen fehlt das Gebilde auch gänzlich. Man mag es da, wo es vorkommt, als einen Recessus dorsalis sacculi bezeichnen, ein Ductus endolymphaticus ist es aber nicht.

Die Bildung der halbcirkelförmigen Kanäle.

Diejenigen Veränderungen, welche das primitive Hörbläschen nun in der Folge erleidet, spielen sich einerseits an der Pars superior, andererseits an der Pars inferior ab. Die ersteren führen zur Bildung des Utriculus mit den halbcirkelförmigen Kanälen, die letzteren zur Entwickelung des Sacculus mit Lagena und Cochlea. Zunächst soll die Pars superior und ihre Veränderungen abgehandelt werden.

Die Bildungsgeschichte der Bogengänge, die schon von Hch. Rathke (1839, A. L. III, 8; 1861, A. L. II) in den wesentlichen Zügen richtig beobachtet worden ist, läßt in der Reihe der Wirbeltiere zwei differente Typen erkennen. Zu dem einen gehören die Säugetiere, Sauropsiden und Selachier, zu dem anderen die Teleostier und Amphibien. Bei den ersteren handelt es sich wesentlich um Ausstülpungsvorgänge, bei den letzteren um Einstülpungsprozesse. Wir wollen den einen als den Säugertyp, den anderen als den Teleostiertyp bezeichnen (1835 Valentin, A. L. II, 1892 Vogt, A. L. III, 4, 1851 Reissner, 1867 Middendorp, 1869 Böttcher, 1888 Rüdinger, 1868 Rosenberg, 1879 Kölliker, 1887 von Noorden, 1892 Norris, 1890 Villy, 1890 Krause, 1889 His).

Die erste Veränderung, welche die Pars superior erleidet, ist schon früher kurz angedeutet und durch die Figg. 83 und 86 veranschaulicht worden. Man erkennt dort, daß sich zunächst die laterale Wand der primitiven Hörblase nach außen und dorsalwärts ausstülpt. Es wird dadurch der Ductus endolymphaticus von der Epidermis abgedrängt,

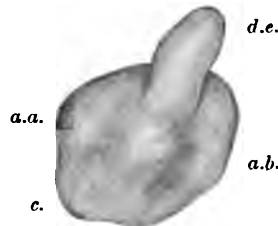


Fig. 87. Modell der Hirnblase eines Kaninchenembryos von 6 mm N.St.L. Medialansicht. *d.e.* Ductus endolymphaticus. *a.a.* Ampulla anterior. *a.p.* Ampulla posterior. *c.* Ductus cochlearis.

und seine Mündungsstelle kommt, indem diese Tasche dorsalwärts weiterstrebt an die mediale Wand der Hörblase zu liegen. Fig. 87 veranschaulicht diese Verhältnisse an einem etwas älteren Kaninchenembryo. Das Modell ist von der medialen Fläche dargestellt und zeigt, wie der Ductus endolymphaticus an dieser Fläche mündet.

Gleichzeitig oder etwas später als diese erste vertikale Tasche entsteht eine zweite Ausstülpung, die ebenfalls von der lateralen Wand der Hörblase ausgeht, sich aber direkt lateral gegen die Epidermis wendet. Diese zweite, horizontale Tasche erscheint in dem Modell der Fig. 88, das wiederum von einem etwas älteren Kaninchenembryo stammt, als ein querer, über die Mitte der Hörblase verlaufender Wulst. Beide Taschen bilden die ersten Anlagen der halbcirkelförmigen Kanäle, und zwar entstehen aus der vertikalen Tasche die beiden vertikalen Bogengänge, aus der horizontalen Tasche der horizontale Bogengang. Es wird somit für die beiden vertikalen Bogengänge nur eine einzige Tasche angelegt.

Fig. 88. Modell der Hörblase eines Kaninchenembryos von 8 mm N.St.L. Lateralansicht. *d.e.* Ductus endolymphaticus. *t.v.* Tasche für die vertikalen Bogengänge. *t.h.* Tasche für den horizontalen Bogengang. *c.* Ductus cochlearis.

Dieser Satz gilt für alle Vertreter des Säugertyps mit alleiniger Ausnahme der Selachier; bei ihnen entsteht nämlich für jeden der beiden vertikalen Bogengänge eine besondere Tasche. Die Figg. 89 90 und 91 stellen drei frühe Stadien der Labyrinthentwickelung eines Haifisches dar. In Fig. 89 geht aus dem dorsalen Teil der in der Körperachse etwas in die Länge gezogenen Labyrinthblase der lange Ductus endolymphaticus hervor, dessen Mündungsstelle an der Körperoberfläche mit dargestellt ist. In Fig. 90 ist die frühere dreieckige Form des Hörbläschens völlig verändert, und zwar dadurch, daß sich die laterale Wand in ihrer ganzen Ausdehnung dorsalwärts ausgestülpt hat. Die Abgangsstelle des Ductus endolymphaticus ist nun in der lateralen Ansicht verschwunden, da sie von der vertikalen Tasche ver-

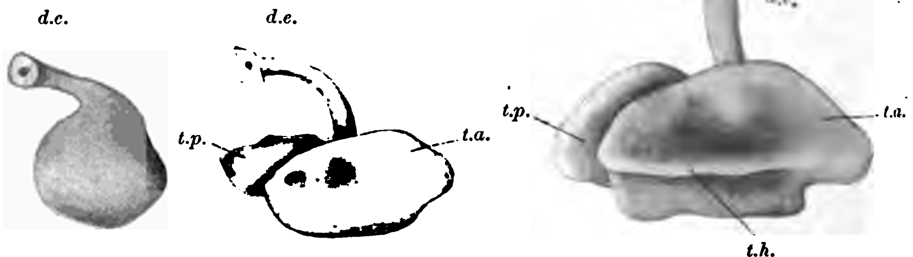


Fig. 89, 90 und 91. Drei Entwickelungsstadien der Hörblase von Scyllium canicul. *d.e.* Ductus endolymphaticus mit seiner Mündungsstelle. *t.a.* Tasche für den vorderen, *t.p.* für den hinteren und *t.h.* für den horizontalen Bogengang.

deckt und sozusagen medial und ventral verschoben ist. Also hier dieselben Verhältnisse wie dort. Der Unterschied liegt nur darin, daß sich an der hinteren Ecke der Hörblase noch eine zweite Ausstülpung gebildet hat, hier ragt ein kolbiger Zapfen vor, die Tasche für den hinteren Bogengang. In Fig. 91 ist die Entwickelung noch weiter vorgeschritten. Die Taschen für den vorderen und hinteren Bogengang heben sich gut voneinander ab, und aus der lateralen Wand hat sich als scharf vorspringende Leiste die horizontale Tasche ausgestülpt.

Die weitere Entwickelung der Bogengänge gestaltet sich nun sehr einfach und geht bei allen Vertretern des Säugertyps genau in derselben Weise vor sich. Je mehr die Taschen an Tiefe zunehmen, um so enger werden sie, ihre Wandungen nähern sich und legen sich schließlich in den mittleren Partieen fest aneinander. Indem die verklebten Stellen des Epithels resorbiert werden, entsteht aus der Tasche ein halbringförmiger Kanal. Diese Vorgänge sollen im folgenden näher erläutert werden.

Die Modelle der Figg. 92 und 93 zeigen uns das Labyrinth eines Kaninchenembryos in der lateralen und medialen Ansicht. Die vertikale Tasche hat bedeutend an Tiefe zugenommen und ungefähr die Form eines gleichschenkeligen Dreieckes. Von der Mitte der Basis zur Spitze zieht auf der medialen Fläche der Ductus endolymphaticus.

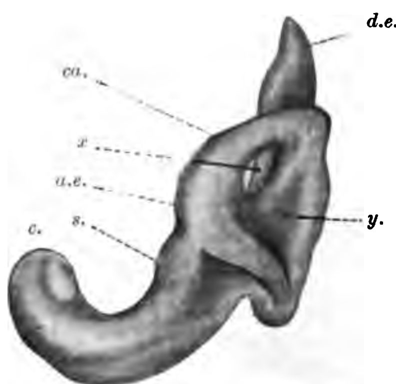


Fig. 92.

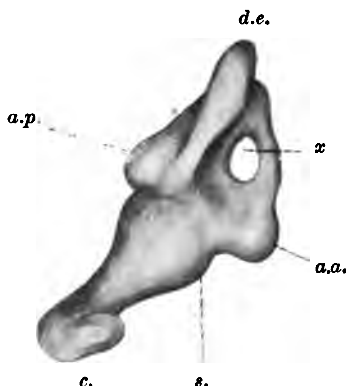


Fig. 93.

Fig. 92 und 93. Modell der Hörblase eines Kaninchenembryos von 11 mm N.St.L. Fig. 92 Lateralansicht, Fig. 93 Medialansicht. *d.e.* Ductus endolymphaticus. *ca.* vorderer, *cp.* hinterer Bogengang. *a.a.* Ampulla anterior. *a.p.* Ampulla posterior. *a.e.* Ampulla externa. *s.* Sacculus. *c.* Ductus cochlearis.

Nach vorn von ihm haben sich die Wandungen der Tasche an einer Stelle aneinander gelegt, und das Epithel ist an dieser mit x bezeichneten Stelle resorbiert worden. Es ist so der vordere vertikale Bogengang entstanden. Nach hinten vom Ductus endolymphaticus sind bei y die Wandungen der Tasche schon verklebt, das Modell ist hier stark durchscheinend geworden. Erfolgt auch hier der Durchbruch, so erhalten wir 2 halbkreisförmige Kanäle, welche an der Spitze des Dreieckes zusammenfließen und zwischen sich den Rest der mittleren Partie der ehemaligen vertikalen Tasche als gemeinsamen Schenkel stehen lassen.

Die Basis jenes Bogengangsdreieckes wurde gebildet durch die horizontale Tasche, die ebenfalls an Höhe stark zugenommen hat. Ihre Hauptentwickelung erreicht sie aber erst etwas später. Auch hier legen sich, aber nur an einer Stelle, die Taschenwandungen aneinander. Indem die Verklebung und Resorption des Epithels von der Mitte immer mehr nach der Peripherie der Tasche zu fortschreitet, entstehen so, wie das Fig. 94 zeigt, schließlich die 3 Bogengänge, und zwar als erster der vordere, als zweiter der hintere und als letzter der äußere Bogengang.

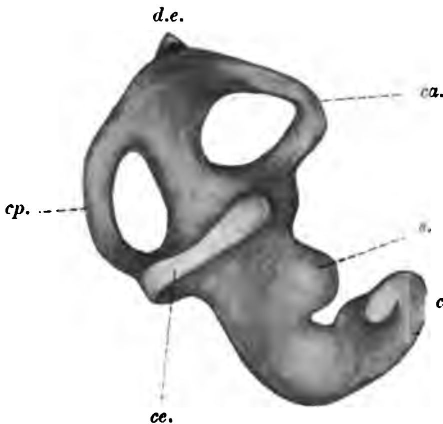


Fig. 94. Labyrinthmodell eines Schweineembryos von 30 mm N.St.L. *d.e.* **Ductus endolymphaticus.** *ca.* **vorderer,** *cp.* **hinterer,** *ce.* **äußerer Bogengang.** *s.* **Sacculus.** *c.* **Ductus cochlearis.**

Bei den Sauropsiden sind diese Vorgänge ganz dieselben wie bei den Säugetieren. Fig. 95 und 96 stellen zwei Entwickelungsstadien vom Labyrinth der Kreuzotter dar. Fig. 95 entspricht in ihrem Entwickelungsgrade ungefähr der Fig. 92. Auch hier ist der vordere Bogengang bereits durchbrochen, während es bei dem hinteren erst zur Epithelverklebung gekommen ist. Der horizontale Bogengang ist in der Entwickelung noch bedeutend zurück. Die vertikale Tasche drängt gegen den hinteren Bogengang an; durchbricht die Mitte der Tasche, und es schiebt sich schließlich, wie Fig. 96 zeigt das hintere Ende des vertikalen Bogenganges in die Oeffnung des hinteren Bogenganges hinein.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei den Selachiern.

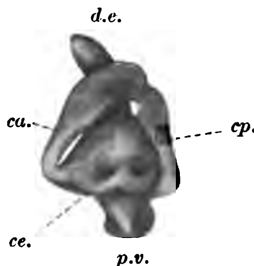


Fig. 95.

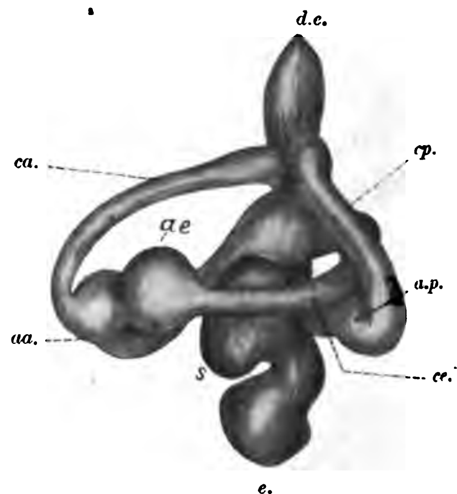


Fig. 96.

Fig. 95. Labyrinthmodell eines Embryos von Pelias berus. *d.e.* **Ductus endolymphaticus.** *ca.* **vorderer,** *cp.* **hinterer,** *ce.* **äußerer Bogengang.** *p.v.* **Pars inferior labyrinthi.**

Fig. 96. Labyrinthmodell eines Embryos von Pelias berus. Lateralansicht. *d.e.* **Ductus endolymphaticus.** *ca., cp., ce.* **vorderer, hinterer, äußerer Bogengang.** *aa., ap., ae.* **vordere, hintere, äußere Ampulle.** *s.* **Sacculus.** *c.* **Cochlea.**

Auch hier entsteht in der Mitte einer jeden der 3 Bogengangstaschen eine Resorptionsstelle, und auch hier schiebt sich der hintere Abschnitt des äußeren Bogenganges in die Oeffnung des hinteren Ganges hinein, nur ist die Reihenfolge der Entwickelung eine andere, indem zuerst der hintere durchbricht und dann der vordere und schließlich der äußere folgt. Der hintere Bogengang erlangt überhaupt bei den Selachiern eine größere Selbständigkeit. Er mündet später durch einen kurzen Kanal in die Labyrinthblase ein.

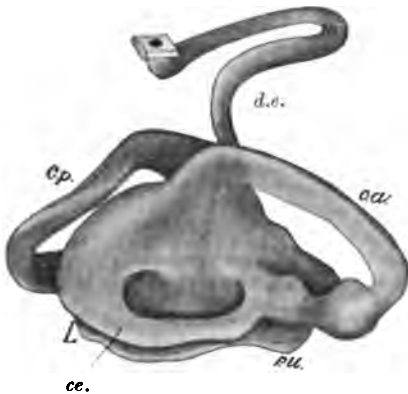


Fig. 97.

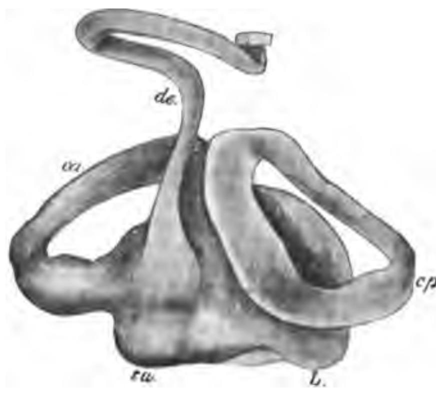


Fig. 98.

Fig. 97. Modell des Ohrlabyrinthes eines Embryos von Scyllium can. von der lateralen Seite. Fig. 98. Dasselbe von der medialen Seite. *ca.* äußerer, *cp.* hinterer, *ce.* äußerer Bogengang. *d.e.* Ductus endolymphaticus. *r.u.* Recessus utriculi. *L.* Lagena.

Die Bildung der Ampullen scheint bei allen Wirbeltieren derjenigen der Bogengänge voranzueilen. Schon dann, wenn sich die ersten Spuren der Taschenbildung zeigen, erscheint die vertikale Tasche an ihrem vorderen und hinteren, die horizontale Tasche nur an ihrem vorderen Ende etwas bauchig erweitert. Je mehr sich nun die Tasche vergrößert, um so enger wird sie, wie früher auseinandergesetzt wurde, und um so schärfer setzt sich die junge Ampulle, welche diese Verengerung nicht mitmacht, gegen ihren Bogengang ab.

Die aus einer gemeinsamen Tasche entstehenden beiden vertikalen Bogengänge liegen naturgemäß anfangs in einer Ebene und behalten diese Stellung auch lange Zeit bei. Erst später weichen die beiderseitigen Ebenen voneinander ab, und zwar so, daß der gemeinsame Schenkel immer mehr medialwärts verdrängt wird; sie bilden so zunächst einen lateral offenen, stumpfen Winkel, der sich im Laufe der weiteren Entwickelung bis auf 90° verkleinern kann.

Fragt man sich nach den Ursachen, welche diese Winkelstellung bedingen, so wird man sie wohl in den Wachstumsverhältnissen des Labyrinths zu suchen haben. Es wird den an Umfang stark zunehmenden Bogengängen von seiten der medial gelegenen Teile ein geringerer Widerstand entgegengesetzt als von den lateralen. Indem sich der gemeinsame Schenkel medial verschiebt, können die Bogengänge durch ihre Winkelstellung auf beschränktem Gebiete eine möglichst große Ausdehnung gewinnen. Man kann ganz allgemein sagen,

daß die vertikalen Bogengänge einen um so kleineren Winkel miteinander bilden, je mehr sie in die Länge wachsen.

Dazu kommt noch bei manchen Tieren, z. B. bei den Sauropsiden, ein anderes Moment hinzu. Hier schiebt sich nämlich (cf. Fig. 96) der sich bildende Sacculus in die Oeffnung des horizontalen Bogenganges hinein und drängt so den gemeinsamen Schenkel medialwärts vor.

Wenn wir nun zur Besprechung der Bogengangsbildung bei den Amphibien und Teleostiern übergehen, so finden wir hier etwas abweichende Verhältnisse. Als Beispiel soll das Labyrinth von Trutta fario gewählt werden. Wenn sich die ersten Andeutungen der Bogengangsbildung zeigen, stellt das Hörbläschen der Forelle ein länglich-ovales Gebilde dar, dessen Längsdurchmesser der Körperachse parallel verläuft und sich zum Dorso-ventraldurchmesser ungefähr wie 3:2 verhält. Der dorsale Rand der Blase verläuft leicht konvex. Von einem Ductus endolymphaticus ist keine Spur vorhanden. Es tritt nun zuerst in der lateralen Wand, und zwar in der Gegend des vorderen dorsalen Winkels, eine kleine Grube oder, besser gesagt, Delle auf, die sich immer mehr und mehr vertieft.

Etwas später als vorn tritt eine ähnliche Delle auch am hinteren dorsalen Winkel auf, so daß zwischen beiden Gruben die laterale Wand sich etwas nach außen vorbuchtet.

Erst wenn diese beiden Gruben eine beträchtlichere Tiefe erreicht haben, bilden sich auch an zwei korrespondierenden Stellen der medialen Wand ebensolche Gruben, und zwar auch zuerst vorn und später hinten. Indem sich nun die beiderseitigen Gruben immer mehr vertiefen, kommt es zur Verschmelzung des Epithels der lateralen und medialen Wand an zwei Stellen mit nachfolgender Resorption.

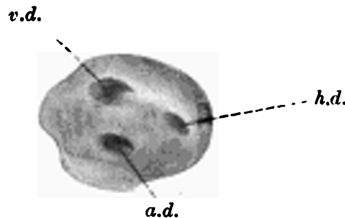


Fig. 99.

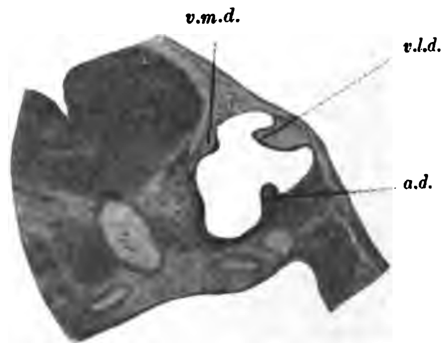


Fig. 100.

Fig. 99. Modell des Ohrbläschens eines Forellenembryos. *v.d.* vordere, *h.d.* hintere, *a.d.* äußere Delle (für den vorderen, hinteren und äußeren Bogengang).

Fig. 100. Schnitt durch den Kopf eines Forellenembryos. *v.l.d.* vorderer Basalzapfen der lateralen Wand. *v.m.d.* vorderer Basalzapfen der medialen Wand. *a.d.* Basalzapfen für den horizontalen Gang (angeschnitten).

Auf Schnitten erkennt man, daß die Entstehung der beschriebenen Gruben dadurch bedingt wird, daß von dem das Hörbläschen umgebenden Mesenchym 4 Zapfen gegen die Hörblasenwandung vordringen. Es entspricht jeder der Gruben ein Mesenchymzapfen. Fig. 100 stellt einen solchen Schnitt dar, welcher der Serie des Modells 99 entnommen ist, und zwar ist der Schnitt durch die beiden vorderen

Gruben hindurchgegangen. Wie das Photogramm erkennen läßt, bestehen diese Zapfen aus einer homogenen, strukturlosen Masse, über welche das umgebende Mesenchym glatt hinweg zieht. Es hat fast den Anschein, als ob die Hörblasenwand geschrumpft sei, doch ist das keineswegs der Fall. VON NOORDEN (1883) hat diese homogene Substanz als Basalmasse bezeichnet und hält sie für ein Abscheidungsprodukt der Epithelzellen der Hörblase. Uns will die Ansicht ansprechender erscheinen, daß die Basalmasse ein Produkt des die Hörblase umgebenden Mesenchyms ist. Sie ist für Farbstoffe sehr unzugänglich und läßt außer einer sehr undeutlichen und häufig fehlenden Streifung keine weitere Struktur erkennen. In späteren Stadien verfällt die Basalmasse zunächst einer bindegewebigen, dann einer knorpeligen Metamorphose.

Auch bei den Teleostiern bildet sich zuerst der vordere Bogengang, dann folgen die beiden anderen ungefähr gleichzeitig nach. Der hintere laterale Basalzapfen spaltet sich nämlich in zwei Teile, von denen der eine, schon beschriebene sich direkt medial, der andere aber sich ventral wendet. Diesem letzteren entspricht ein weiterer Basalzapfen, welcher entsteht in der ventralen Hälfte der lateralen Wand und in den Figg. 99 und 101 bei *a.d.* zu sehen ist. Er wendet sich schräg nach hinten und dorsal und trifft hier mit dem vorher beschriebenen zusammen. Dadurch wird die laterale Wand der Hörblase stark nach außen vorgebuchtet, und es entsteht durch Vereinigung der beiden Zapfen der äußere Bogengang, dessen Ebene zunächst noch nicht horizontal, sondern schräg dorsalwärts verläuft.

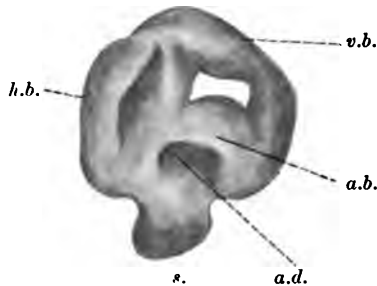


Fig. 101. Modell des Hörbläschens eines Forellenembryos. *v.b.*, *h.b.* und *a.b.* vorderer, hinterer und horizontaler Bogengang, *a.d.* Delle für den letzteren, *s.* Sacculus.

Es werden also für jeden Bogengang der Teleostier zwei Zapfen gebildet, welche die Wandung der Hörblase einstülpen. Von einer eigentlichen Taschenbildung kann hier nicht die Rede sein.

Bei den Amphibien treten an die Stelle der Zapfen Septen, indem sich das Epithel der Hörblase einstülpt oder einfaltet und in das Innere der letzteren vordringt. Es treten so 2 Septen für die beiden vertikalen und ein Septum für den horizontalen Bogengang auf (1890 VILLY, 1892 NORRIS). Bei den Urodelen scheint sich der horizontale Bogengang früher zu entwickeln als die vertikalen.

Die Entwickelung der Pars inferior labyrinthi.

Während sich in der besprochenen Weise die halbcirkelförmigen Kanäle aus der Pars superior der Labyrinthblase herausbilden, treten gleichzeitig weitgreifende Veränderungen der ventralen Partie auf, die im wesentlichen auch zunächst Ausstülpungs- und dann Abschnürungsprozesse sind und bei den meisten Wirbeltieren zu einer Trennung der Pars dorsalis von der Pars ventralis führen. Diese Veränderungen sind jedoch bei den einzelnen Wirbeltierklassen so verschieden, daß

sie eine gesonderte Besprechung erheischen. Während nämlich die Pars dorsalis des fertigen Labyrinthes in der Wirbeltierreihe, von geringen Differenzen abgesehen, ungefähr die gleiche Ausbildung erkennen läßt, vervollkommnet und kompliziert sich die Pars ventralis, je höher wir in der Wirbeltierreihe steigen, immer mehr.

Bei den Selachiern stülpt sich dann, wenn die Bogengänge in ihren Anlagen deutlich erkennbar sind, die ganze ventrale Partie der Labyrinthblase in Form eines länglichen Wulstes aus (Fig. 90 und Fig. 91), der sich an seinem vorderen und hinteren Ende deutlich von der Pars dorsalis abgesetzt. Er gliedert sich in der Folge (Fig. 102) in drei hinter einander gelegene, durch immer tiefer werdende Furchen getrennte Abschnitte. Der vordere bildet den Recessus utriculi, der mittlere den Sacculus und der hintere die Lagena.

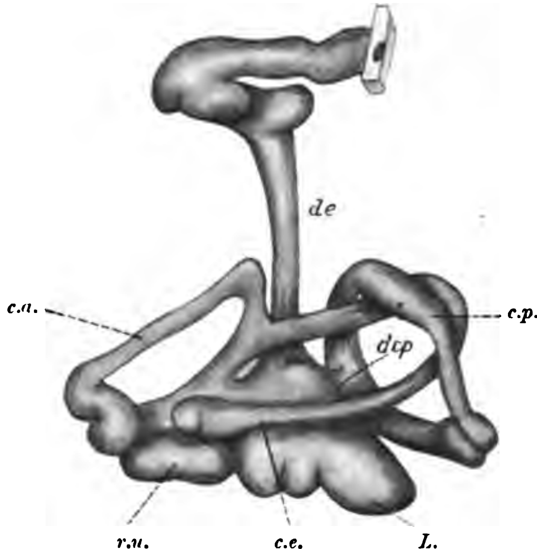


Fig. 102. Modell der Hörblase von Torpedo ocellata (nach HELLMANN 1898). *c.a.*, *c.p.* und *c.e.* vorderer, hinterer und horizontaler Bogengang. *r.u.* Recessus utriculis. *d.c.p.* Ductus canalis posterioris. *d.e.* Ductus endolymphaticus. *L.* Lagena.

Zu einer Trennung der Pars dorsalis von der Pars ventralis, wie wir das später bei den Knochenfischen sehen werden, kommt es bei den Selachiern gar nicht. Hier münden der vordere und der vertikale Bogengang durch eine spaltförmige Oeffnung, der hintere Bogengang aber durch einen besonderen Kanal, Ductus canalis posterioris, in die Labyrinthblase ein.

Uns erscheint diese Auffassung des Selachierlabyrinths, die von E. H. WEBER (1820) und HELLMANN (1898) vertreten wird, viel ansprechender als die von HASSE (1873) und RETZIUS (1881), welche den in die Labyrinthblase mündenden Abschnitt des vorderen Bogenganges als Utriculus auffassen und ihm den übrigen Teil der Labyrinthblase als Sacculus entgegenstellen. Es würden dann der Recessus utriculi, ebenso wie der hintere Bogengang in den Sacculus und nicht in den Utriculus münden.

Sehr viel einfacher gestaltet sich die Entwickelung der Pars ventralis des häutigen Labyrinthes bei den Knochenfischen, obwohl sie gegenüber den Selachiern einen sehr wesentlichen Fortschritt aufweisen. Schon zu der Zeit, wenn eben die ersten Anzeichen der Bogengangsbildung einsetzen, treibt das Hörbläschen ventralwärts eine Ausstülpung von ungefähr rhombischer Gestalt (Fig. 99). Zunächst zeigt sie das Bestreben, sich caudalwärts auszudehnen, so daß ihre Spitze dann, wenn die Bogengänge völlig durchgebrochen sind, die hintere Ampulle noch überragt (Fig. 101). Beim weiteren Wachstum

aber dehnt sie sich auch cerebralwärts aus und schiebt sich unter dem Boden des Utriculus nach vorn. Dadurch setzt sich die Pars inferior, d. i. der Sacculus, immer mehr gegen die Pars superior, d. i. den Utriculus samt den Bogengängen ab. Noch aber kommunizieren beide durch eine breite Oeffnung miteinander.

Erst bei 25—30 mm langen Forellen verkleinert sich die Kommunikationsöffnung dadurch, daß die sie umgebenden Ränder vom Boden des Utriculus sich einander nähern und schließlich nur noch eine schmale, längliche Oeffnung übrig lassen, deren Längsachse der Körperachse parallel läuft.



Fig. 103. Modell des Ohrlabyrinths einer jungen Forelle (mediale Ansicht). *c.a.* und *c.p.* vorderer und hinterer Bogengang. *a.a.* und *a.p.* vordere und hintere Ampulle. *l.* Lagena. *s.* Sacculus.

Es stellt dann der Sacculus der jungen Forelle eine längliche, ovoide Blase dar, die ungefährt doppelt so lang wie hoch und breit ist. Sie ist dem Boden des Utriculus ziemlich dicht angelagert und kommuniziert mit ihm durch einen schmalen Spalt, das Foramen utriculo-sacculare. Das hintere Ende des Sacculus setzt sich durch eine auf der medialen Fläche verlaufende Furche etwas, aber nur undeutlich gegen die Hauptmasse des Bläschens ab, es ist das die Lagena.

Während bei der Forelle der Sacculus dem Boden des Utriculus dicht angelagert ist, entfernt er sich bei anderen Knochenfischen, z. B. bei Cyprinus, Silurus, Anarrhicas etc., mehr oder weniger weit von ihm, und das Foramen utriculo-sacculare kann zu einem langen, engen Kanal, dem Canalis utriculo-saccularis ausgezogen sein.

Wie bereits früher auseinandergesetzt wurde, besitzen die Knochenfische keinen Ductus endolymphaticus. Das Gebilde, welches man unter diesem Namen beschrieben hat, fehlt einmal einer ganzen Anzahl von Knochenfischen vollständig. Es erreicht niemals eine größere Ausdehnung, und es kommt auch nie an seinem blinden Ende zur Ausbildung eines Saccus endolymphaticus.

Die ersten Andeutungen dieses, wohl am besten als Recessus dorsalis sacculi zu bezeichnenden Gebildes treten auf bei Forellen von 20—25 mm Länge und stehen in Verbindung mit der Verkleinerung des Foramen utriculo-sacculare und Abschnürung des Sacculus vom Utriculus. Es schiebt sich nämlich dabei die mediale Wand des Sacculus hinter der medialen Wand des Utriculus etwas in die Höhe. Es entsteht so eine kleine Ausstülpung des Sacculus, welche in den letzteren medial vom Foramen utriculo-sacculare mit schlitzförmiger Oeffnung mündet. Aus den mitgeteilten Thatsachen geht ohne weiteres hervor, daß sich ein solcher Recessus dorsalis sacculi bei solchen Knochenfischen nicht entwickeln wird, bei welchen das Foramen utriculo-sacculare in einen langen, engen Canalis utriculo-saccularis ausgezogen ist, wie z. B. bei Silurus, Malapterurus und Ostracion.

Die Amphibien verhalten sich auch in Bezug auf Entwickelung der Pars inferior ganz ähnlich wie die Knochenfische, so daß nicht

näher darauf eingegangen zu werden braucht. Auch hier ist die Pars superior von der Pars inferior immer getrennt, und beide kommunizieren durch einen ziemlich breiten, aber nur sehr kurzen Canalis utriculo-saccularis.

Nur bei den höher stehenden Amphibien tritt noch ein Gebilde auf, welches uns zu den Sauropsiden und Säugern hinüberleitet. Während nämlich bei den Urodelen sich aus dem Sacculus nur die Lagena ausbuchtet, treibt er bei den Anuren noch eine weitere kleine Blase, die Pars basilaris. Die Lagena erscheint schon sehr früh als Aussackung am hinteren Rande des Sacculus und setzt sich bald gegen den vorderen Teil, den eigentlichen Sacculus, durch eine ventralwärts einschnürende Falte ab. Am hinteren Ende der Lagena stülpt sich dann aus ihrer Wand die Pars basilaris als seichte Blase aus. Es stellt so die Pars inferior des Anurenlabyrinths (Fig. 105), vom Hirn aus betrachtet, ein dreiteiliges, unregelmäßig kleeblattförmiges Gebilde dar, dessen vorderstes Blatt, der Sacculus, am größten, dessen hinterstes Blatt, die Pars basilaris, am kleinsten ist.

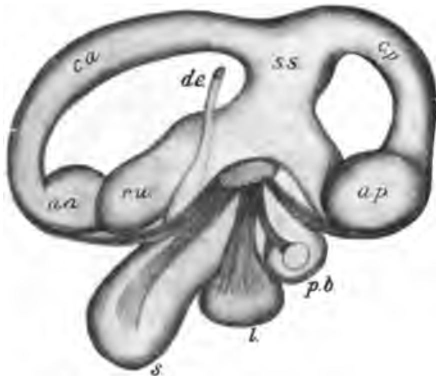


Fig. 104. Häutiges Labyrinth von Bufo vulgaris. *c.a.* und *c.p.* vorderer und hinterer Bogengang. *a.a.* und *a.p.* vordere und hintere Ampulle. *r.u.* Recessus utriculi. *s.s.* Sinus superior. *d.e.* Ductus endolymphaticus. *s.* Sacculus. *l.* Lagena. *p.b.* Pars basilaris.

Mit der Betrachtung der Entwickelung des Sauropsidenlabyrinths treffen wir auf Verhältnisse, welche sich denen der Säuger nähern, indem es hier zu einer noch vollständigeren Trennung von Utriculus, Sacculus und Lagena oder Cochlea, wie wir sie jetzt nennen, kommt.

Zu der Zeit, zu welcher sich aus dem Labyrinthbläschen die beiden Taschen für die vertikalen und den horizontalen Bogengang ausstülpen (Fig. 95), treibt es ventralwärts eine kurze, schräg nach hinten gerichtete Aussackung. Sie wird zum Teil von der noch in sehr schräger Richtung verlaufenden Tasche für den horizon-

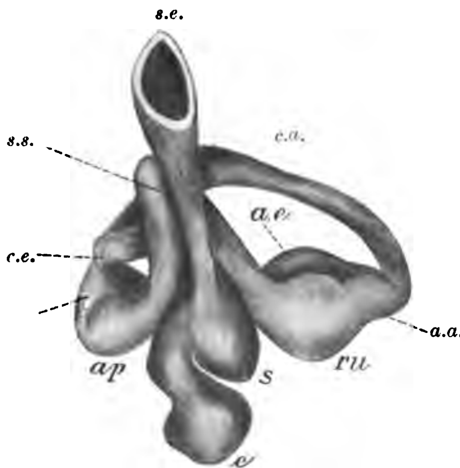


Fig. 105. Modell des Labyrinths eines Kreuzotterembryos. *c.a.*, *c.p.* und *c.e.* vorderer, hinterer und äußerer Bogengang. *a.a.*, *a.p.* und *a.e.* vordere, hintere und äußere Ampulle. *s.s.* Sinus superior. *s.e.* Saccus endolymphaticus. *r.u.* Recessus utriculi. *s.* Sacculus. *c.* Cochlea. Medialansicht.

talen Bogengang verdeckt und läßt sehr bald eine Sonderung in zwei Abschnitte erkennen. Der eine und zwar der mediale Teil bildet einen rundlichen, flachen, sagittal gestellten Sack, der sich nach hinten gegen die hintere Ampulle mit scharf einschneidendem Winkel absetzt und nach vorn und dorsal in den Ductus endolymphaticus übergeht. Der zweite, laterale Abschnitt ist eine Aussackung der lateralen Wand des vorigen. Er kommt als birnförmiger Körper unter der Tasche des horizontalen Bogenganges hervor und endet in gleicher Höhe mit dem vorigen. Der letztere stellt die Cochlea, der erstere den Sacculus dar.

Die Trennung der beiden Gebilde kommt dadurch zu stande, daß das Bindegewebe in die zwischen beiden verlaufende Rinne einwächst, nach hinten vordrängt und so die untere Cirkumferenz des Sacculus von dem oberen Ende der Cochlea trennt. Beide stehen dann noch durch ein weites Rohr in Verbindung, welches sich aus dem oberen Ende der Cochlea entwickelt und in etwas gebogenem Verlauf in den hinteren, oberen Abschnitt des Sacculus mündet. Der letztere liegt in dieser Entwickelungsphase (Fig. 96) als längliche Blase in der Oeffnung des horizontalen Bogenganges drin, sein oberes Ende steht in weit offener Verbindung mit dem Utriculus, und in den dorsalsten Teil seiner medialen Wand mündet der Ductus endolymphaticus ein.

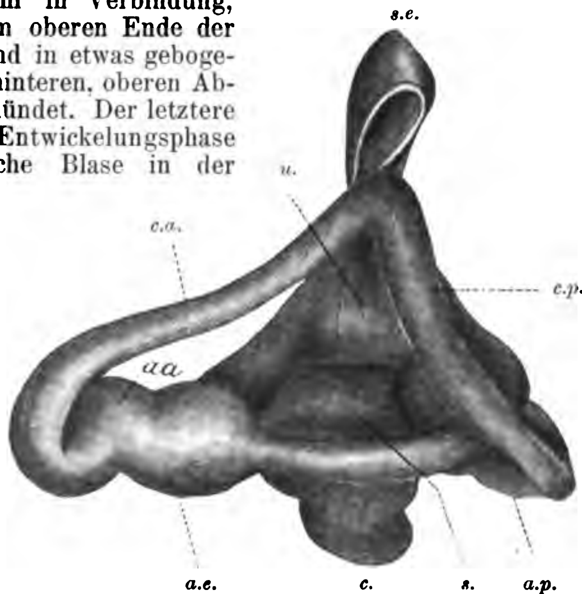


Fig. 106. Modell des Labyrinths eines Kreuzotterembryos kurz vor der Geburt. Lateralansicht. *u.* Utriculus. Uebrige Bezeichnung wie Fig. 105.

Die weiteren Veränderungen, welche die Pars ventralis durchmacht, bestehen wesentlich darin, daß Cochlea und Sacculus an Größe beträchtlich zunehmen und sich immer weiter voneinander entfernen. Dadurch wird der sie verbindende Gang, Canalis reuniens genannt, in ein enges Rohr ausgezogen. Auch der Sacculus löst sich mehr und mehr vom Utriculus, und das Verbindungsstück zwischen beiden, der Canalis utriculo-saccularis, bildet ebenfalls ein kurzes Rohr.

Der Sacculus stellt so bei der jungen Kreuzotter ein unregelmäßig ovoides Bläschen dar, das innerhalb der Rundung des horizontalen Bogengangs gelegen ist und sich in den Winkel, den die beiden vertikalen Bogengänge miteinander bilden, einschmiegt. Dorsal liegt es dem Utriculus an und ist in zwei kleine Zipfel ausgezogen. In den vorderen Zipfel mündet ein der Ductus endolymphaticus, der dann bogenförmig um den Boden des Utriculus herumzieht. Der hintere Zipfel bildet den Canalis utriculo-saccularis, der in die ventrolaterale

Ecke des Sinus superior utriculi einmündet. Dicht ventral von dem letzteren Kanal kommt aus dem Sacculus heraus der Canalis reuniens: er wendet sich etwas bogenförmig ventralwärts und geht, sich stark

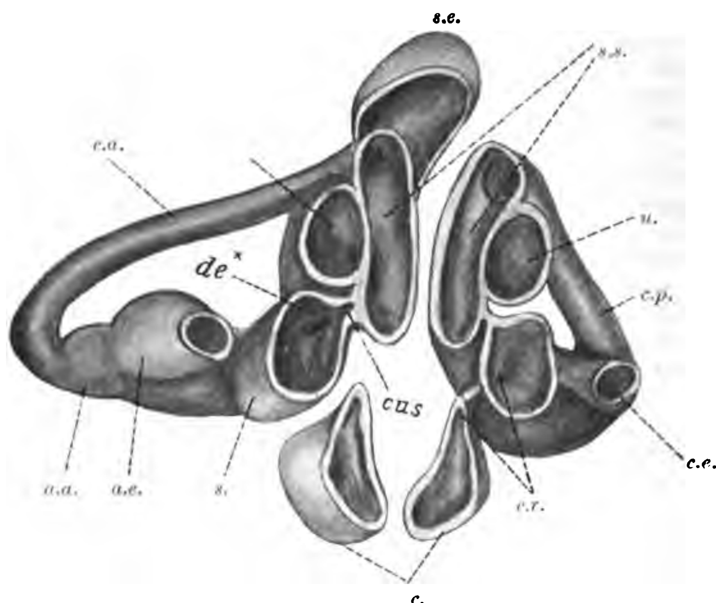


Fig. 107. Modell des Labyrinths einer jungen Kreuzotter kurz nach der Geburt. Lateralansicht. Das Modell ist durch einen Horizontalschnitt halbiert und auseinandergeklappt. *d.e.** Mündungsstelle des Ductus endolymphaticus. *c.u.s.* Canalis utriculo-saccularis. *c.r.* Canalis reuniens. Uebrige Bezeichnung wie Fig. 105.

verbreiternd, in die Cochlea über. Diese letztere ist etwas kleiner als der Sacculus und liegt ventral und medial von ihm und mit ihrem dorsalen Ende hinter jenem versteckt.

Bei den Säugern erfährt die Pars inferior des häutigen Labyrinths eine mächtige Ausbildung, indem sich die Cochlea zu einem langen Kanal in 1—4 Windungen spiralig aufwickelt. Es tritt deshalb auch die Pars inferior schon in den frühen Stadien mehr in den Vordergrund. Bei menschlichen Embryonen der 4. Woche, bei Kaninchenembryonen von 6 mm Nacken-Steißlänge hat die Labyrinthblase eine länglich-ovale oder mehr rhomboide Form (Fig. 87). Ihr ventrales Ende ist in einen kurzen, etwas nach vorn abgebogenen Fortsatz verlängert. Er zieht sich in den nächsten Entwickelungsstadien immer mehr hackenförmig aus und krümmt sich dabei zuerst cranial und dann dorsal. In

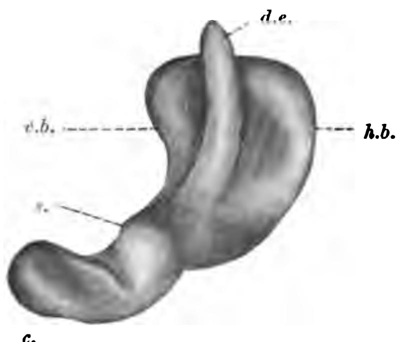


Fig. 108. Modell des Labyrinths eines Schweineembryos von 18 mm N.St.L. Medialansicht. *v.b.* und *h.b.* vorderer und hinterer Bogengang. *d.e.* Ductus endolymphaticus. *s.* Sacculus. *s.* Schnecke.

dem Modell der Fig. 108 hat der neu gebildete Schneckenfortsatz bereits eine drittel Windung beschrieben.

Da, wo er aus der Pars superior hervorgeht, erscheint die mediale Labyrinthwand dicht unter der Mündungsstelle des Ductus endolymphaticus ausgebaucht, die erste Andeutung des Sacculus. Er macht dann in der Folge eine kleine Verschiebung durch, kommt an die vordere Kante des Schneckenganges zu liegen und wölbt dieselbe deutlich vor (Fig. 92).



Fig. 109. Modell des Labyrinths eines Schweineembryos von 30 mm N.St.L. *a.b.* und *h.b.* vorderer und hinterer Bogengang. *a.a.* und *a.p.* vordere und hintere Ampulle. *d.e.* Ductus endolymphaticus. *s.* Sacculus. *c.* Cochlea. Medialansicht.

Wenn die Bogengänge völlig abgeschnürt sind, hat der Schneckengang bereits annähernd eine ganze Windung beschrieben. Der Sacculus ragt als dickes, zapfenförmiges Gebilde an der Grenze zwischen Utriculus und Schneckenfortsatz nach vorn vor. In ihn mündet der Ductus endolymphaticus ein.

Die völlige Abschnürung des Sacculus erfolgt erst dann, wenn der Schneckengang bereits zwei Windungen zurückgelegt hat (1889 His), beim Menschen am Ende des 2. oder Anfang des 3. Monats. Sie ist deshalb besonders bemerkenswert, weil durch sie eine Einrichtung hergestellt wird, welche das Labyrinth der Säuger von dem aller übrigen Wirbeltiere unterscheidet. Hier trifft nämlich, wie das beistehende Fig. 110 aufs beste demonstriert, diejenige Bindegewebsfalte, welche von vorn her zwischen Utriculus und Sacculus sich eindrängt, gerade auf die Einmündungsstelle des Ductus endolymphaticus. Es wird so das untere Ende dieses Kanals in 2 Schenkel gespalten, von denen der eine, Ductus utriculo-saccularis, in den Utriculus, der andere, Ductus endolymphaticus, in den Sacculus mündet. Es findet so bei den Säugern die Kommunikation zwischen Utriculus und Sacculus auf dem Umweg des Ductus endolymphaticus statt. Es

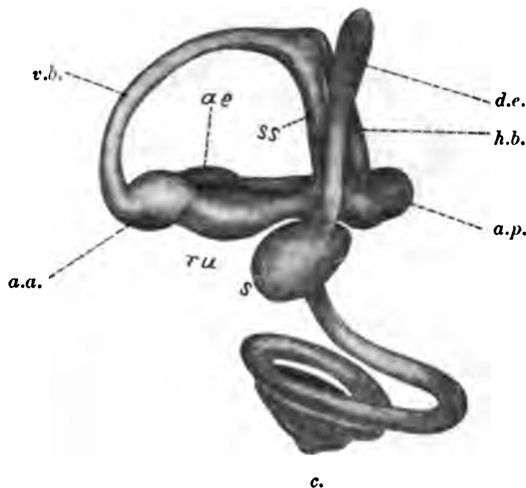


Fig. 110. Labyrinthmodell eines Schweineembryos von ca. 100 mm N.St.L. Medialansicht. *s.s.* Sinus superior. *r.u.* Recessus utriculi. *a.e.* äußere Ampulle. Uebrige Bezeichnung wie Fig. 109.

sind gleichsam die Mündungsstellen der beiden Kanäle noch näher zusammengerückt als bei den Sauropsiden.

Der Schneckengang mündet jetzt noch mit breiter Oeffnung in den Sacculus ein. Später schnürt auch er sich mehr und mehr ab, und zwar durch eine ringförmig sein Ende umfassende Bindegewebsfalte. Indem dieselbe immer weiter vordringt, wird der Verbindungskanal zwischen Sacculus und Schneckengang, der Canalis reuniens, immer enger und enger und wird nach hinten zu überragt von dem kleinen, blindsackförmigen Ende des Schneckenganges, dem Vorhofsblindsack.

Das Labyrinth der Cyclostomen.

Die spärlichen Angaben, welche wir über die Entwickelung des Gehörorgans der Petromyzonten besitzen, lassen erkennen, daß dieselbe bis zu einem gewissen Entwickelungsgrade ganz ähnlich verläuft wie die der Teleostier, nur mit dem Unterschied, daß es sich hier um eine Einstülpung handelt, die eine Zeit lang durch einen Kanal, in dem wir wiederum den Ductus endolymphaticus des erwachsenen Tieres zu sehen haben, mit dem Ektoderm in Verbindung bleibt (1890, A. L. III, 2 KUPFFER; 1880, 1881 und 1887 SCOTT, A. L. III, 2; 1887, A. L. III, 2 SHIPLEY).

Die Bildung der beiden vertikalen Bogengänge erfolgt durch Falten, ähnlich wie bei den Amphibien, welche sich gegenseitig zuwachsen und miteinander verschmelzen. Aber zu einem völligen Abheben der gebildeten Bogengänge von der Labyrinthblase kommt er hier nicht, und damit beginnen die Eigentümlichkeiten des Cyclostomenlabyrinths einzusetzen.

Zunächst scheint das Labyrinth seine primitive Form fast das ganze Larvenleben hindurch zu bewahren, und erst während der Metamorphose kommt es zu weiteren Umbildungen. Dieselben betreffen einmal den dorsalen Abschnitt, hier kommt es zur Bildung einer vertikalen Bogengangstasche, aber nur zu einer sehr unvollkommener Abtrennung der Bogengänge. Aehnlich wie bei den Teleostiern wachsen Balken oder bessergesagt Septen in das Labyrinth ein und trennen die Bogengänge, aber nur in ihrem mittleren Abschnitt von dem Vestibulum ab. Aeußerlich markieren sich die Bogengänge nur als zwei die vordere und hintere Cirkumferenz des Labyrinthbläschens überragende Wülste. Nur der vordere Bogengang ist durch eine von vorn und medial tiefeinschneidende Tasche von der Labyrinthwand abgehoben.

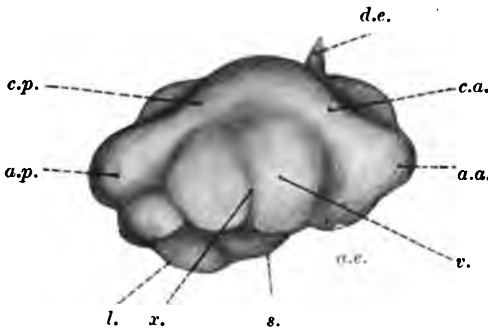


Fig. 111. Modell des Gehörorgans von Petromyzon fluviatilis in lateraler Ansicht. *c.a.*, *c.e.*, *c.p.* vorderer, äußerer und hinterer Bogengang. *a.a.*, *a.e*, *a.p.* vordere, äußere und hintere Ampulle. *l.* Lagena. *r.u.* Recessus utriculi. *d.e.* Ductus endolymphaticus. *v.* Vestibulum.

Noch weiter zurück in der Entwickelung bleibt der äußere Bogen-

gang, der sich nur dadurch markiert, daß sich die gesamte äußere Labyrinthwand ausstülpt. Zu irgend einer Abtrennung dieser Abschnürung aber kommt es nicht.

Der Ductus endolymphaticus bleibt auch im erwachsenen Labyrinth völlig erhalten (Fig. 112). Er ist nur dünn und kurz, tritt aus der Gehörkapsel an der medialen Fläche heraus und endet sehr bald mit einer ganz geringen Erweiterung. Seine Mündungsstelle liegt im oberen Drittel der medialen Wand des Vestibulum.

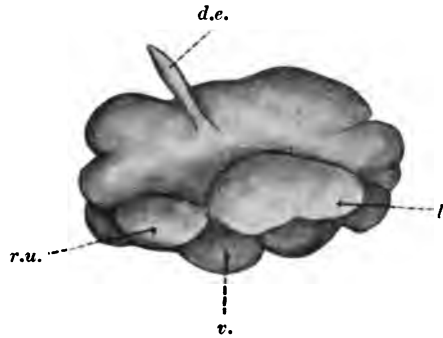


Fig. 112. Modell des Gehörorgans von Petromyzon fluviatilis in medialer Ansicht. Erklärung s. Fig. 111.

Auch bei den Cyclostomen kommt es ebenso, wie bei den Selachiern nicht zu einer Abtrennung der Pars dorsalis von der Pars ventralis. Aus der letzteren stülpt sich ventralwärts eine kleine, ovale Blase aus, der Sacculus mit Lagena. Vorn grenzt an den ersteren eine Ausstülpung des Vestibulums, die man als Recessus utriculi auffassen muß.

Von den Ampullen sind die vordere und hintere gut ausgebildet. An die erstere stößt nach außen zu eine weitere kleinere Ausstülpung, die eine Nervenendstelle enthält und die man als die Ampulle des nicht zur Abschnürung gelangten äußeren Bogenganges auffassen kann. Medialwärts schließt sich an die äußere und vordere Ampulle der Recessus utriculi; es stoßen so drei ampullenartige Erweiterungen hier zusammen, die man auch als Ampulla trifida bezeichnet hat.

Eine Eigentümlichkeit des Petromyzontenlabyrinths besteht darin, daß das Vestibulum durch eine senkrecht zur Längsachse stehende Crista frontalis in eine vordere und hintere Abteilung zerlegt wird.

Aeußerlich markiert sich diese Crista durch eine seichte Furche (Fig. 111 *x*).

In Bezug auf die Entwickelung des Gehörorgans der Myxinoiden sind unsere Kenntnisse bis jetzt noch so lückenhaft, daß sich ein abschließendes Urteil nicht geben läßt. Das Labyrinth der Petromyzonten aber läßt sich ungezwungen dem der Selachier anreihen, und andererseits sprechen manche Thatsachen dafür, daß die Kluft zwischen dem Labyrinth der Petromyzonten und dem der höchststehenden Mollusken keine unüberbrückbare ist.

Die histologische Differenzierung der Nervenendstellen des häutigen Labyrinths.

Wie in einem früheren Kapitel auseinandergesetzt wurde, besitzt die Wand des primitiven Hörbläschens bald nach seiner Abschnürung von der Epidermis an den verschiedenen Stellen eine verschiedene Dicke, doch sind diese Unterschiede vorerst noch nicht sehr erheblich. Am dünnsten ist die Wand immer in der Pars superior und in den lateralen Bezirken, am dicksten in der Pars inferior und vor allem

in ihren medialen Abschnitten. Während dort das Epithel einschichtig und kubisch ist, ist es hier mehrschichtig und cylindrisch.

Dieser medialen Wand liegt meist in ihrem ventralen, vorderen Bezirk äußerlich ein Haufen von Nervenzellen an, der schon recht früh eine Sonderung in zwei Abschnitte erkennen läßt. Wie nun alle Nervenfasern und Nervenzellen des Gehörorgans hervorgehen aus diesem primitiven Acusticusganglion, so leiten sich auch alle Nervenendstellen des häutigen Labyrinths ab von jener Zone mehrschichtigen Epithels an der medialen Wand der Hörblase.

Sobald sich die ersten Anfänge der Bogengangsbildung zeigen, werden die Differenzen in der Wandstärke viel bedeutender. Es bestehen dann, wie das Fig. 113 am oberen und vertikalen Bogengang demonstriert, die Kuppen der Bogengangstaschen aus einer einschichtigen Lage niederer, kubischer oder ganz platter Zellen. Je höher die Taschen werden, um so niedriger wird das Epithel, um so dünner die Wand.

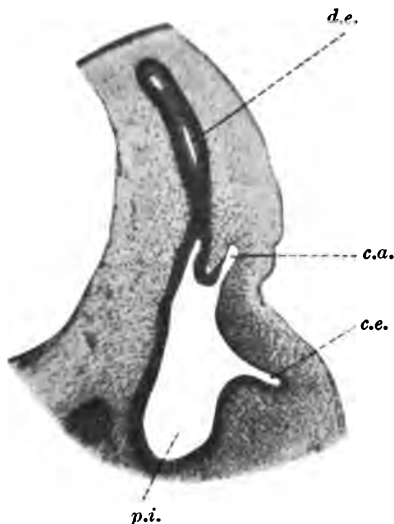


Fig. 113. Horizontalschnitt durch die Labyrinthblase eines Embryos von Scyllium canic. *d.e.* Ductus endolymphaticus. *c.a.* und *c.e.* vordere und äußere Bogengangstasche. *p.i.* Pars inferior-labyrinthi.

Nur an dem Grund der Taschen, da wo die Ampullen entstanden sind, ist das Epithel höher kubisch geblieben und geht allmählich in das mehrschichtige Epithel über. Das letztere schiebt sich nun in die Ampullen selbst hinein, und je mehr sie sich abschnüren, um so mehr trennt sich das Nervenepithel des Ampullenbodens von seinen Mutterboden los. Hand in Hand damit geht eine Abtrennung der zutretenden Nerven von dem gemeinsamen Stamme.

In der Pars inferior erfolgt die Entwickelung der Nervenendstellen ganz in derselben Weise. Wie bei den einen Tieren (Amphibien und Reptilien) sich der Sacculus früher von dem Utriculus trennt als bei den anderen (Säugetieren), so trennt sich naturgemäß auch die ursprünglich gemeinsame Nervenendstelle früher oder später in einen dorsalen oder utricularen und einen ventralen oder saccularen Anteil. Aus dem ersteren entsteht, wenn sich einmal die 3 Cristae ampullarum abgetrennt, aus dem Rest noch die Macula utriculi, aus dem letzteren entwickelt sich die Macula sacculi, die Papilla lagenae und die Papilla basilaris. Ein kleiner Bezirk vom gemeinsamen Neuroepithel wird bei der Trennung des utricularen vom saccularen Anteil abgesprengt. Es kann diese Nervenendstelle, welche man als Macula neglecta bezeichnet, eine etwas verschiedene Lage einnehmen bei den verschiedenen Tierklassen. Immer aber entfernt sie sich nicht weit von der ursprünglichen Trennungsstelle, dem Canalis utriculo-saccularis.

Wenn sich der Sacculus aus dem oberen Teil der Pars inferior auszustülpen beginnt, verdünnt sich seine laterale Wand immer mehr.

Fig. 114 zeigt diese Verhältnisse an einem Horizontalschnitt durch das Mäuselabyrinth. Hier beginnt sich eben der Sacculus auszustülpen. Während seine laterale Wand dünn ist, erscheint die mediale dick und mehrschichtig. Noch fließen Neuroepithel des Utriculus und Sacculus zusammen, bald aber wird die schon tief einschneidende Falte die Trennung bewirkt haben.

Im weiteren Verlauf der Entwickelung schnürt sich nun bei Fischen, Amphibien und Sauropsiden die Papilla lagenae ab, und zwar bei den beiden ersteren erst sehr spät, bei den letzteren schon sehr früh, gemäß der höheren Entwickelung, welche hier die Cochlea erfährt. Wie wir sahen, besitzen die Anuren außer der Lagena auch eine Pars basilaris. Mit ihrer Ausstülpung rückt auch ein Teil des Lagenarepithels in sie hinein und bildet die Papilla basilaris.

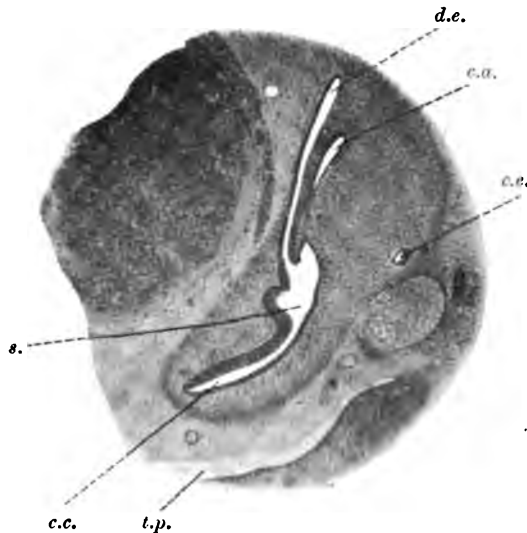


Fig. 114. Horizontalschnitt durch den Kopf eines Mäuseembryos von 13 Tagen. *c.a.* und *c.e.* vorderer und äußerer Bogengang. *d.e.* Ductus endolymphaticus. *s.* Sacculus. *c.c.* Canalis cochlearis. *t.p.* tubo-tympanaler Raum.

Bei den Sauropsiden sind dagegen die Papilla basilaris und die Papilla lagenae in dieselbe Sacculusausstülpung, die Cochlea, eingeschlossen, und zwar nimmt die Papilla lagenae mehr den ventralen, die Papilla basilaris mehr den dorsalen, also dem Sacculus benachbarten Teil der Cochlea ein.

Je höher wir nun in der Tierreihe von den Anuren an aufwärts steigen, um so mehr verkümmert die Papilla lagenae auf Kosten der Papilla basilaris, bis sie bei den höheren Säugern schließlich überhaupt nicht mehr vorhanden ist. Die Papilla basilaris aber zieht sich, dem stärkeren Längswachstum des Schneckenganges folgend, immer mehr in die Länge und bildet eine bandförmige, spiralig aufgewundene Nervenendstelle, welche den Boden des Canalis cochlearis bedeckt mit Ausnahme eines kleinen Bezirks seines Anfangs- und Endteils, des Vorhofs- und des Kuppelblindsackes.

Es sind nach dem Gesagten also im günstigsten Falle im häutigen Labyrinth 8 Nervenendstellen vorhanden, eine Macula acustica utriculi, 3 Cristae acusticae ampullarum, eine Macula acustica sacculi, eine Papilla basilaris, eine Papilla lagenae und eine Macula acustica neglecta. Das ist der Fall bei den höheren Urodelen, den Anuren und Sauropsiden. Die Selachier, Teleostier und niederen Urodelen besitzen nur 7 Nervenendstellen, da ihnen eine Papilla basilaris fehlt, und bei den höheren Säugern reduziert sich diese Zahl sogar

auf 6, da sie sowohl einer Macula neglecta, als auch einer Papilla lagenae entbehren.

Eine Ausnahmestellung scheinen die Gymnophionen, wenigstens Coecilia annulata, zu bilden. Bei ihr fanden die Vettern SARASIN (1887—1890) außer den 8 Nervenendstellen der Anuren noch eine neunte, am Boden des Utriculus gelegene, die sie als Macula acustica fundi utriculi bezeichneten.

Wenn wir vorläufig einmal von dem CORTI'schen Organ absehen, so bestehen die sämtlichen Nervenendstellen des Labyrinths aus zwei Zellarten, die mit geringen Unterschieden bei allen Wirbeltieren ungefähr denselben Bau aufweisen, aus ovalen, flaschenförmigen Neuroepithelzellen und aus länglichen, mehr oder weniger cylindrischen Stützzellen. Beide entstehen durch Umbildung der ursprünglich gleichartigen Cylinderzellen der Labyrinthwand. Es ist das derselbe Prozeß, der in den Centralorganen Nervenzellen und Gliazellen, in der Retina einerseits die verschiedenen Arten der Sehzellen, wie Stäbchenzellen, Bipolaren, Spongioblasten etc., andererseits MÜLLER'sche Fasern entstehen läßt.

Es reicht diese Differenzierung der Zellen der Nervenendstellen bis in eine frühe Zeit zurück und macht sich schon dann bemerkbar, wenn sich die einzelnen Nervenendstellen noch nicht völlig voneinander getrennt haben. Den Anstoß zu dieser Differenzierung giebt das Einwachsen der Nervenfasern aus den Acusticusganglien in die Labyrinthwand.

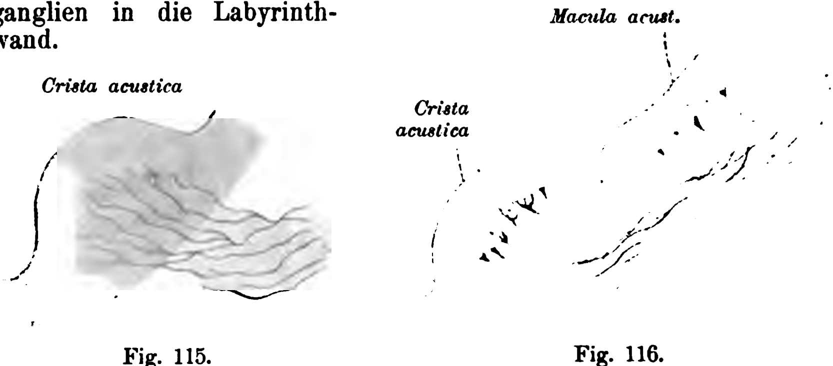


Fig. 115. Fig. 116.

Fig. 115 u. 116. Nervenendigung in den Cristae und Maculae acusticae zweier Lachsembryonen (5 mm u. 25 mm).

Es sind jene Ganglien ja, wie früher erwähnt wurde, der Labyrinthwand äußerlich dicht angelagert, und sie bestehen aus Nervenzellen, welche nach zwei Seiten hin Ausläufer senden, deren einer später die Rolle des zuleitenden Dendriten, der andere die des ableitenden Neuriten übernimmt. Der erstere, der uns hier allein interessiert, wächst aus dem peripheren Ende der Zelle hervor und strebt der nahe gelegenen Labyrinthwand zu, die dem Ganglion ja gerade ihren nervösen Bezirk zukehrt. Sobald oder kurz bevor der Dendrit in die Nervenendstelle gelangt, verzweigt er sich mehrmals, und seine einzelnen Zweige treten nun in Verbindung mit den Epithelzellen.

Man kann diese Vorgänge am besten bei Embryonen von Knochenfischen beobachten (1896 KRAUSE). Da im Laufe der Entwickelung

immer mehr Dendriten in jede Nervenendstelle eintreten, so zeigt nicht selten ein und dasselbe Präparat die verschiedensten Stadien. Die nebenstehenden Figg. 115 und 116 demonstrieren solche Fälle von Lachsembryonen. Die Nervenfaser erleidet, sobald sie in das Epithel eingetreten ist an ihrem freien Ende Veränderungen, die zunächst darin bestehen, daß sich dieses Ende verdickt und napfförmig aushöhlt. Sie zeigt so jene primitive Form, welche denjenigen Fasern zukommt, die zu einfachen Tastzellen der Epidermis hingehen, wie wir sie an anderen Orten, z. B. im Schweinsrüssel, kennen. Die napfförmige Höhlung der Endkeule schmiegt sich auch hier an das Ende einer Epithelzelle an. Bald aber ändert sich und kompliziert sich das Bild, indem aus dem Näpfchen zahlreiche feinste Fibrillen hervorschießen, welche die Epithelzelle oder Neuroepithelzelle, wie wir sie jetzt nennen müssen, allseitig umspinnen. Mit fortschreitender Entwickelung wird das Netz immer dichter, und es kommt so ein außerordentlich inniger Kontakt zwischen dem Dendriten und der percipierenden Epithelzelle zu stande.

In den Cristae acusticae ist das Verhalten etwas anders als in den Maculae. Hier handelt es sich nicht um feine Fibrillen, welche den Kontakt vermitteln, sondern mehr um gröbere, kurze, gedrungene Fortsätze, die in ihrer Gesamtheit einer Vogelkralle nicht unähnlich sehen und an gewisse Kontaktvorrichtungen an den Zellen der Kleinhirnrinde oder des Trapezkerns erinnern.

Die Einwanderung der Nerven in das Epithel der Hörblase ist begleitet von Veränderungen, welche die Epithelzellen erleiden, oder richtiger gesagt, ist das letztere die Folge des ersteren. Sie manifestieren sich dadurch, daß aus jeder Zelle feine Häärchen hervorschießen und in das Innere der Hörblase hineinragen. Sie legen sich bald zusammen zur Bildung eines langen Spießes oder einer Geißel. Auf der freien Fläche trägt jede Neuroepithelzelle eine kleine Scheibe, sie setzt sich nach außen in die Geißel, in das Zellinnere in einen kleinen Conus fort. Es stimmen diese Zellen in ihrem Bau nach den Untersuchungen von Fürst (1900) ganz mit den Flimmerzellen überein.

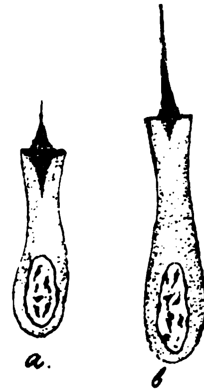


Fig. 117. Haarzellen. a aus der Macula acustica, b aus der Crista acustica eines Lachsembryos von 150 Tagen (nach Fürst 1900).

Was die Form der Nervenendstellen anlangt, so entwickeln sich dieselben entweder zu größeren oder kleineren, flachen, über ihre Umgebung nur wenig hervorragenden Epithelerhebungen, wir bezeichnen sie dann als Maculae acusticae, oder zu den stärker prominierenden, knopfförmigen Papillen oder zu hohen, kammartigen Bildungen, Cristae, oder schließlich zu langen, verschieden hohen, bandartigen Streifen, wie das Corti'sche Organ der höheren Sauropsiden und Säuger. Als Beispiele demonstrieren uns die Fig. 118 und 119 die Macula acustica sacculi und die Crista acustica der vorderen Ampulle eines fast ausgetragenen Meerschweinchenfoetus.

An beiden Präparaten erkennt man auf den Hörhaaren aufliegend resp. mit ihnen verbacken eine homogene oder streifige Schicht, die

auf der Macula die Form einer Platte, auf der Crista die eines Hutes hat. Wir bezeichnen sie dort als Otolithenmembran, hier als Cupula terminalis. In Bezug auf die letztere dürfte wohl die Anschauung zutreffen, daß es sich um ein Kunstprodukt handelt (1878 und 1881 HENSEN). Ueber die Entstehung der Otolithenmembran, welche die kleinen Hörsteinchen, Otolithen oder Otokonien, einschließt, läßt sich bis jetzt etwas Sicheres noch nicht sagen.

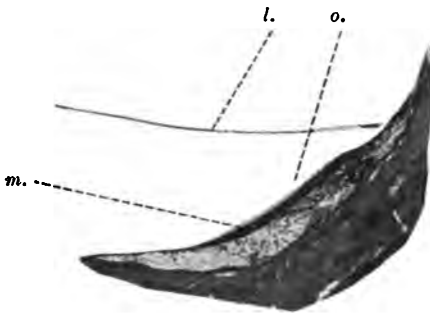


Fig. 118.

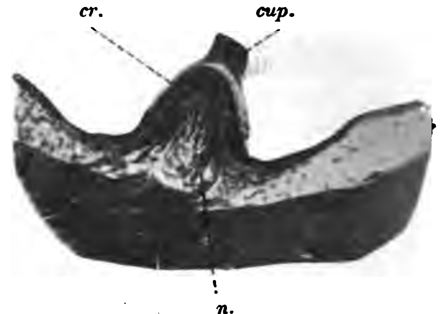


Fig. 119.

Fig. 118 Macula sacculi. Fig. 119 Crista acustica ampullae ant. eines neugeborenen Meerschweinchens. *l.* laterale Wand des Sacculus. *m.* Macula sacculi mit der Otolithenmembran *o.* *cr.* Crista acustica mit der Cupula terminalis *cup.* *n.* Nervenfasern.

Auch über die Entwickelung der Otolithen herrscht noch völliges Dunkel. Sie erreichen z. B. bei den Fischen eine recht ansehnliche Größe, und hier gelingt es auch, wenigstens Spuren ihrer Entwickelung zu verfolgen. Man sieht hier in den cylindrischen Zellen des Sinnesepithels kleine Körperchen nahe der Oberfläche liegen. Sie werden anscheinend aus den Zellen ausgestoßen und bilden die Grundlage für die Entstehung der Otolithen, indem sich um sie herum aus der kalkreichen Endolymphe die Kalksalze Schicht um Schicht ablagern. Auch FOL hat etwas Aehnliches bei Mollusken beobachtet, doch läßt er den Otolithen in der Zelle selbst zu ansehnlicher Größe anwachsen und sich dann von der letzteren abschnüren. Etwas derartiges kommt nach unseren Untersuchungen bei Wirbeltieren sicherlich nicht vor.

Die Entwickelung des Corti'schen Organs.

In dem folgenden soll nun noch eingehend über die Entwickelung des CORTI'schen Organs gehandelt werden, derjenigen Nervenendstelle, welche die höchste Ausbildung im Gehörorgan erlangt. Es leitet sich dasselbe her von jener kleinen, zuerst bei den höheren Amphibien auftretenden Papilla basilaris, welche sich bei den Sauropsiden an den Eingang zur Cochlea lagert. Wir wollen ihre Entwickelung bei einem Reptil, der Kreuzotter, etwas näher ins Auge fassen.

Die Figg. 120, 121 und 122 stellen 3 Stadien der Labyrinthentwickelung der Kreuzotter dar. Die erste ist einem Schnitt derjenigen Serie entnommen, aus welcher das Modell der Fig. 105 rekonstruiert ist. Man sieht hier zunächst medial 2 kleine Querschnitte, von denen der

obere dem Sinus superior des Utriculus, der untere dem hinteren Ende des horizontalen Bogenganges entspricht. Der laterale Abschnitt des letzteren ist in dem Querschnitt oben rechts getroffen. Die 3 zusammenhängenden Schnitte in der Mitte gehören dem Sacculus und der Cochlea an. Der Canalis reuniens ist gerade noch angeschnitten. In der Cochlea erkennt man leicht 2 Nervenendstellen, die eine nimmt den ventralen Teil der medialen Wand ein und greift zum Teil auch noch auf die laterale über, es ist die Papilla lagenae. Die andere ist mehr dorsal gelagert, der Mündung des Canalis reuniens benachbart, es ist unsere Papilla basilaris. Sie besteht schon aus den 2 Arten von Zellen, ragt aber nur sehr wenig über die Oberfläche hervor. Medial von ihr scheint das Bindegewebe etwas aufgelockert, die erste Andeutung des sich hier entwickelnden perilymphatischen Raumes.

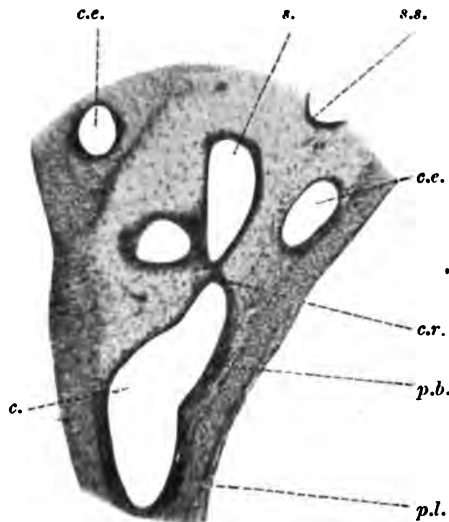


Fig. 120. Schnitt durch das Labyrinth eines Kreuzotterembryos (Modell 105). *c.e.* äußerer Bogengang. *s.* Sacculus. *s.s.* Sinus sup. *c.* Cochlea. *p.b.* Papilla basilaris. *p.l.* Papilla lagenae.

Fig. 121 ist derjenigen Serie entnommen, aus welcher das Modell der Fig. 106 rekonstruiert ist, und stellt die entsprechende Stelle der anderen Seite dar. Beim Vergleich beider Figuren wird man leicht in den beiden großen dorsalen Querschnitten den Sinus superior und den lateral davon gelegenen Utriculus erkennen. Dann folgt ventral der Sacculus, der mit seinem kleinen Ductus utriculo-saccularis auf den Sinus superior zustrebt. Ganz lateral erscheint der horizontale Bogengang geschnitten, und die ventrale Partie des Schnittes nimmt wieder die Cochlea ein. In diesem Stadium hat nun die Ausbildung der Papilla basilaris weitere Fortschritte gemacht. Am meisten in die Augen springt das Auftreten des perilymphatischen Rau-

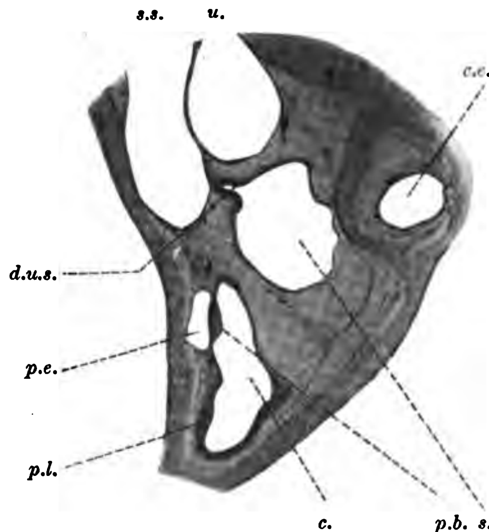


Fig. 121. Schnitt durch das Labyrinth einer Kreuzotterembryos (Modell 106). *d.u.s.* Ductus utriculo saccularis. *u.* Utriculus. *p.e.* perilymphatischer Raum. Sonstige Bezeichnung wie Fig. 120.)

mes. der im vorigen Schnitt ja nur eben angedeutet war. Er stellt einen ovalen Querschnitt dar, der zwischen der medialen Wand der knorpeligen Gehörkapsel und dem dorsalen Abschnitt der Cochlea liegt. Da, wo er der letzteren anliegt, hat sich ihre Wand verdünnt und ist als Membrana basilaris zwischen perilymphatischem Raum und Cavum cochleae ausgespannt. Nach innen liegt der Membrana basilaris die Papilla basilaris auf. Sie stellt in diesem Statium einen ungefähr 0,2 mm langen Wulst dar, der aber weder die ganze Länge, noch. wie die Figur zeigt, die ganze Breite der Membrana basilaris bedeckt. Die Papilla springt sehr gut über die Oberfläche hervor, nach den Seiten fällt das Epithel langsam ab und zeigt einen deutlichen Härchenbesatz.

Fig. 123 endlich stellt einen Schnitt durch die Cochlea der jungen. wenige Tage alten Kreuzotter dar. In den Verhältnissen der Papilla basilaris hat sich wenig geändert. Sie hat an Größe nur ganz unbedeutend zugenommen, dagegen hat der perilymphatische Raum und mit ihm die Membrana basilaris eine so bedeutende Vergrößerung erfahren, daß die Papilla basilaris knapp die Hälfte der Membrana basilaris bedeckt.

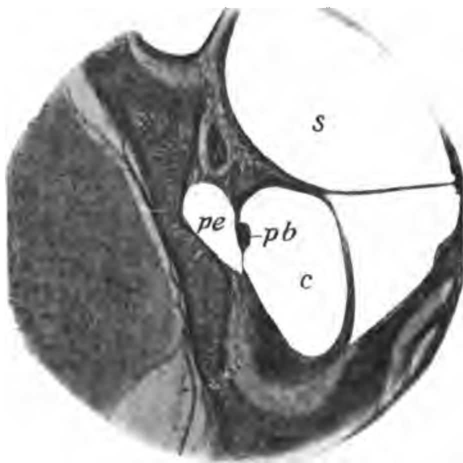


Fig. 122. Schnitt durch das Labyrinth einer jungen Kreuzotter. (Bezeichnung wie in voriger Figur.)

Was den feineren Bau der Membrana basilaris anbetrifft. so besteht sie aus 3 Schichten. Die cochleare Fläche ist bedeckt von einem niedrigen kubischen Epithel, welches sich einerseits in das niedrige kubische Epithel der Cochlea, andererseits in das Epithel der Papilla basilaris fortsetzt. Nach dem perilymphatischen Raum zu ist die Membran bedeckt von einem endothelartigen, einschichtigen Ueberzug platter Zellen. Zwischen beide schiebt sich eine strukturlose homogene Schicht ein, die später die eigentliche Grundschicht der Membrana basilaris bildet.

Der perilymphatische Raum, der medial der Membrana basilaris anliegt und den wir im Vergleich mit den Verhältnissen bei den Säugetieren auch als Scala tympani bezeichnen können, entsteht immer in dieser Gegend. Er bildet bei der jungen Kreuzotter einen Kanal. welcher an der medialen Wand der Cochlea in cranio-caudaler Richtung verläuft, vorn blind endigt, sich um das hintere Ende der Cochlea herumschlägt und hier in dem Winkel zwischen Cochlea und Sacculus in einen zweiten, aber zu dieser Zeit noch wenig ausgebildeten, die laterale und dorsale Fläche des Sacculus und Utriculus umgebenden perilymphatischen Raum übergeht. Beim erwachsenen Tier werden so die sämtlichen Teile des häutigen Labyrinths von einem System perilymphatischer Räume umgeben, das in den oben beschriebenen, als

Ductus perilymphaticus bezeichneten Kanal übergeht. Er verläuft, wie wir sahen, an der medialen Wand der Cochlea, in deren knöchernen Wand er sich, wie das Fig. 122 andeutet, eine Rinne gräbt. Durch das Foramen rotundum tritt er aus der Ohrkapsel heraus, schwillt zu einem Saccus perilymphaticus an und kommuniziert mit den subarachnoidealen Räumen des Gehirns.

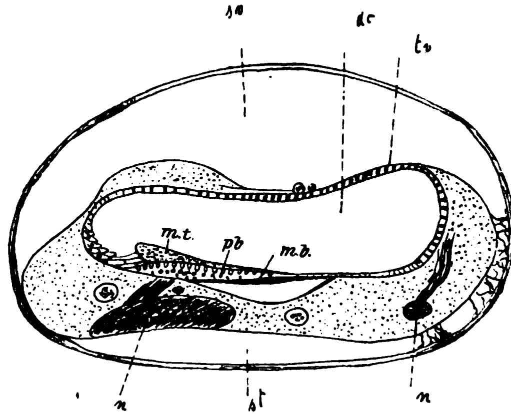


Fig. 123. Schnitt durch den Ductus cochlearis der Taube (nach RETZIUS 1881). *d.c.* Ductus cochlearis. *p.b.* Papilla basilaris. *m.t.* Membrana tectoria. *n.* Nerv. *s.v.* Scala vestibuli. *s.t.* Scala tympani.

Wenn wir uns nun in der Wirbeltierreihe aufwärts bewegen, so finden wir bei gleichartigem Entwickelungsmodus ein immer stärkeres Anwachsen der Pars basilaris. Sie stellt schon bei den Crocodilinen einen langen, bandartigen Streifen dar, der einer Membrana basilaris aufsitzt. Die letztere ist eingelassen in einen Knorpelrahmen. Medial von der Membrana basilaris liegt wiederum die Scala tympani, lateral von der gegenüberliegenden Cochleawand eine mit der vorigen kommunizierende Scala vestibuli, deren Anfängen man auch schon bei den Ophidiern begegnet.

Wenn bei den Vögeln die häutige Cochlea in den engen knöchernen Schneckenkanal eingeschlossen ist, enthält der letztere auf dem Querschnitt 3 Scalen. Am weitesten lateral liegt die Scala vestibuli, am weitesten medial die Scala tympani und zwischen ihnen eingeschlossen die Scala media, die häutige Cochlea. Diejenige Wand der letzteren, welche an die Scala vestibuli angrenzt, ist zu einer dünnen, stark vascularisierten Membran ausgespannt, Tegmentum vasculosum. Die Papilla basilaris, jetzt auch schon als CORTIsches Organ bezeichnet, hat noch mehr an Länge zugenommen. Am Ende der Cochlea, ihre Spitze einnehmend, sitzt die Papilla lagenae.

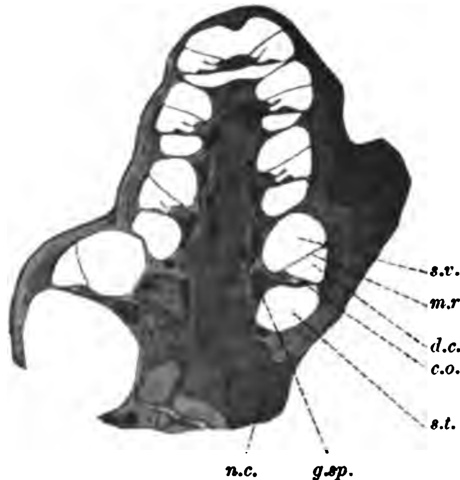


Fig. 124. Längsschnitt durch die Schnecke des jungen Meerschweinchens. *d.c.* Ductus cochlearis. *c.o.* CORTI'sches Organ (Papilla basilaris). *m.r.* REISSNER'sche Membran. *s.v.* Scala vestibuli. *s.t.* Scala tympani. *n.c.* Nervus cochleae. *g.sp.* Ganglion spirale.

Von den Vögeln zu den Säugern ist nur ein kleiner Schritt. Hier wird das Bild

nur dadurch kompliziert, daß sich der Ductus cochlearis, umgeben von seinen beiden Scalen, in Schneckenwindungen um den knöchernen Modiolus legt. Diese Windungen machen die zugehörigen Ganglienzellen ebenfalls mit und werden als Gangl. spirale in einen besonderen knöchernen Kanal des Modiolus eingelagert. Jede Schneckenwindung zeigt, grob anatomisch betrachtet, dieselben Verhältnisse wie bei den Vögeln; in der Mitte den häutigen Schneckenkanal, eingeschlossen von seinen beiden Scalen, welche in der Schneckenspitze, dem Helicotrema, ineinander übergehen. Die Scala vestibuli wird von dem Ductus cochlearis durch eine feine, von innen nach außen schräg ansteigende Wand geschieden, die Membrana Reißneri, während auch hier wieder die Membrana basilaris den Ductus cochlearis von der Scala tympani trennt. Ihr auf liegt das CORTI'sche Organ, mit dessen Entwickelung bei den Säugetieren wir uns nun beschäftigen wollen.



Fig. 125.

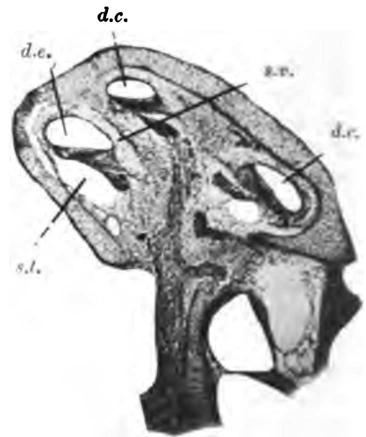


Fig. 126.

Fig. 125. Schnitt durch die Schnecke eines 3—4 cm langen Meerschweinchenembryos. *d.c.* Querschnitte des Ductus cochlearis.

Fig. 126. Längsschnitt durch die Schnecke eines fast ausgetragenen Mäusefoetus. *d.c.* Querschnitte des Ductus cochlearis. *s.t.* Scala tympani. *s.v.* Scala vestibuli.

Fig. 125 stellt einen Schnitt durch die Schnecke eines 3—4 cm langen Meerschweinchenembryos dar. Es erscheint der Ductus cochlearis viermal getroffen in Form eines ovalen Querschnittes. Der Boden eines jeden solchen Querschnittes wird gebildet aus cylindrischen Zellen, deren Höhe von innen nach außen kontinuierlich abnimmt. Die Zellen liegen in einfacher Schicht nebeneinander und ihre Kerne der Zellbasis etwas näher als der Zelloberfläche. Nach außen ist die Schnecke von der knorpeligen Schneckenkapsel umhüllt. In der Schneckenachse erscheint der Nerv. cochlearis getroffen mit dem Ganglion spirale, von dem aus die einzelnen Nervenzweige zu dem Boden des Ductus cochlearis hinziehen. Im übrigen wird das Innere der Schnecke von mesenchymatösem, reich vascularisiertem Gewebe ausgefüllt. Eine bedeutend weiter gehende Differenzierung weist die Schnecke in Fig. 126 auf. Hier ist der Ductus cochlearis dreimal getroffen. Zunächst hat sich die Form geändert, der Kanal erscheint auf dem Querschnitt nicht mehr oval, sondern mehr dreieckig. Die Spitze des

Dreiecks sieht nach innen, die Basis nach unten, die Schnecke aufrecht stehend gedacht.

Die auffallendsten Veränderungen hat das Mesenchym im Innern der Schnecke erlitten. Es sind nämlich Hohlräume in ihm entstanden, welche sich dem Boden des Schneckenkanals anlagern. Sie bilden in ihrer Gesamtheit einen der Membrana basilaris angelagerten Kanal, der zunächst in der Basalwindung entsteht und im Laufe der Entwickelung immer weiter bis in die Schneckenspitze in die Höhe steigt. Die so gebildete Scala tympani ergießt sich am Vorhofsblindsack in der Nähe der Fenestra rotunda in jenen großen perilymphatischen Raum, welcher den Sacculus umgiebt. Wie von den beiden Scalen die Scala tympani phylogenetisch die ältere ist, so ist sie es auch ontogenetisch.

Während sie nämlich in den untersten Abschnitten der Schnecke schon eine recht bedeutende Entwickeluug zeigt, erblickt man von der Scala vestibuli vorerst nur Spuren. Unsere Abbildung weist nur in der Basilarwindung eine beginnende Lichtung des über dem Ductus cochlearis gelegenen Mesenchyms auf. Je weiter die Entwickelung fortschreitet, um so mehr bildet sich auch diese Vorhofstreppe aus, bis die beiden Scalen dann in der Schneckenspitze zusammentreffen. Die Scala vestibuli mündet ebenfalls in jene große Cisterna perilymphatica, aber mehr an der hinteren Seite des Sacculus.

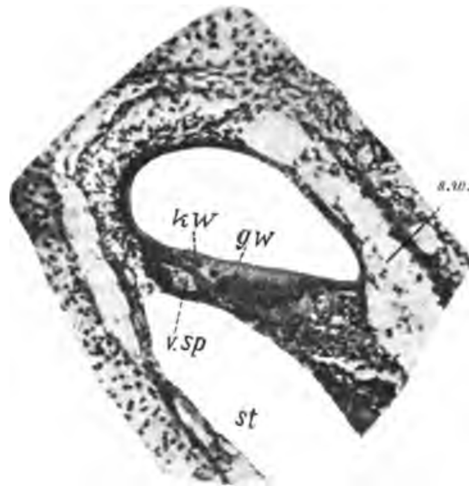


Fig. 127. Der Boden des Ductus cochlearis der ersten Windung des vorigen Präparats bei stärkerer Vergrößerung. *kw.* und *gw.* großer und kleiner Epithelwulst. *s.t.* Scala tympani. *s.v.* Scala vestibuli. *v.sp.* Vas spirale.

Was die feineren Vorgänge bei der Scalenbildung anlangt, so beruhen sie wesentlich auf einer Verflüssigung des noch aus embryonalem Gallertgewebe bestehenden Mesenchyms. Die sternförmigen Zellen fallen dabei einer Fettmetamorphose anheim, die zu ihrem Zerfall führt (1869 Boettcher). Die äußersten Bindegewebszellen lagern sich dann dicht aneinander und bilden eine Schicht, welche den Raum in Form eines Epithels abschließt.

Wenn wir uns nun speciell zur Beschreibung des Baues des Corti'schen Organs in diesem Stadium wenden, so wollen wir den Boden des Ductus cochlearis bei stärkerer Vergrößerung durchmustern. Wir sehen in Fig. 127, daß das Epithel an dieser Stelle 2 ungleich große Erhebungen nach dem Inneren des Ductus cochlearis zeigt, eine kleinere, äußere und eine größere, innere. Wir bezeichnen die erstere als den kleinen, die letztere als den großen Epithelwulst. Der letztere besteht aus langen cylindrischen Zellen, deren Kerne im unteren Drittel ihrer Länge gelegen sind. Es entsteht so nach dem Lumen zu eine breite kernfreie Zone. Nach innen liegt den Zellen ein feiner, längsgestreifter Saum auf, der sich über den ganzen großen Epithel-

wulst herüber erstreckt und so eine Art Cuticularmembran darstellt, welcher in dem CORTI'schen Organ später eine hohe Bedeutung zukommt.

Da, wo der große Epithelwulst in den kleinen übergeht erscheint in dem Epithel eine helle Stelle von dreieckiger Form. Die Spitze sieht nach dem Ductus cochlearis, die Basis nach der Scala tympani. Sie wird flankiert von 2 langen, cylindrischen Zellen, welche mit ihren oberen Enden einander berühren, mit den unteren auseinanderweichen. Die äußere jener beiden Zellen zeigt eine mehr schräge, die innere eine mehr steile Lage, wir bezeichnen sie in der Folge als die beidenPfeiler und sprechen von einem äußeren und inneren Pfeiler, welche jenen dreieckigen Raum, den CORTI'schen Tunnel, zwischen sich schließen.

Die beiden Pfeilerzellen entwickeln sich aus dem kleinen Epithelwulst, doch herrscht über die näheren Details noch Unklarheit. KÖLLIKER (1879), HENSEN (1873), MIDDENDORP (1867) und BAGINSKY (1886) lassen sie aus 2 Zellen, und zwar der 2. und 3. Zelle des kleinen Epithelwulstes entstehen, während sie nach BÖTTCHER (1870) und PRITCHARD (1878) durch Teilung einer einzigen und zwar der 2. Zelle des kleinen Epithelwulstes sich bilden soll. Anfangs sind die Pfeilerzellen langgestreckt, cylindrisch und besitzen ein fein granuliertes Protoplasma und einen basal gelegenen Kern. Bei ihrem weiteren Wachstum rücken sie mit ihren Fußenden immer mehr auseinander, zugleich macht sich in der Zellensubstanz eine histologische Differenzierung geltend, indem an der inneren Pfeilerzelle zunächst medial, an der äußeren lateral fibrilläre Umbildungen statthaben, welche schließlich die ganze Zelle ergreifen und nur in je einer Ecke den Kern mit etwas unverändertem Protoplasma zurücklassen; wir bezeichnen diesen Rest als die Bodenzelle.

Durch das Auseinanderweichen der beiden Pfeilerzellen erlangt der CORTI'sche Tunnel seine definitive Gestaltung, allerdings meist erst in postembryonaler Zeit. In den beiden basalen Ecken des Tunnels liegt je eine Bodenzelle.

Die übrigen Zellen des kleinen Epithelwulstes wandeln sich dann der Hauptsache nach in die Hörzellen und DEITERS'schen Zellen um. Schon Fig. 127 läßt in dem Epithel des kleinen Wulstes zwei Arten von Kernen erkennen, die einen liegen basal und sind klein, die anderen liegen mehr in der Zellmitte und sind groß. Von den letzteren lassen sich 4 erkennen, einer nach innen und 3 nach außen vom CORTIschen Tunnel. Die zu diesen 4 Kernen gehörigen Zellen sind die inneren und die äußeren Hörzellen. Die erstere entsteht aus der 1. Zelle des kleinen Epithelwulstes (BÖTTCHER 1869), die äußeren aus der 4., 5. und 6. Zelle desselben. Die anfangs cylindrischen Zellen werden später flaschenförmig, indem sie sich mit ihrer Basis von der Membrana basilaris entfernen und dieselbe im entwickelten Zustand auch nicht mehr berühren. Es besitzt so die Maus 3 äußere und eine innere Hörzelle, beim Menschen, Kaninchen und Hund kommt dazu, wenigstens in dem oberen Teil des Ductus cochlearis, noch eine vierte äußere Hörzelle.

Die kleinen Kerne, welche wir unterhalb der Hörzellenkerne entdeckten, gehören zu den Stützzellen, auch DEITERS'sche Zellen genannt. Sie entsprechen in ihrer Zahl der Zahl der Hörzellen. Ihre ursprüngliche cylindrische Form behalten sie mehr bei. Fig. 128 vom menschlichen Neugeborenen giebt ein anschauliches Bild dieser Verhältnisse. Sehr deutlich sind die Pfeilerzellen und Hörzellen zu er-

kennen, der CORTI'sche Tunnel dagegen ist noch nicht entwickelt. Unter jeder Hörzelle liegt der Kern einer Stützzelle, umgeben von einem geringen Protoplasmahof. Dieser Zellkörper schickt dann, wie sich besonders gut an der letzten äußeren erkennen läßt, einen Fortsatz aus, welcher bis zur Oberfläche des kleinen Epithelwulstes gelangt und als Phalangenfortsatz bezeichnet wird.

Diejenigen Zellen des kleinen Epithelwulstes, welche nach außen auf die letzte DEITERS'sche Zelle folgen, erfahren in der Folge ein erhöhtes Wachstum und bilden einen je nach der Tierart und Höhe der Schneckenwindung verschiedenen Zellwulst, der nicht selten Fetteinlagerungen enthält und als HENSEN'scher Wulst bezeichnet wird. Er setzt sich weiter in ein ein- oder zweischichtiges Epithel fort, das in das Epithel des Sulcus spiralis externus übergeht.

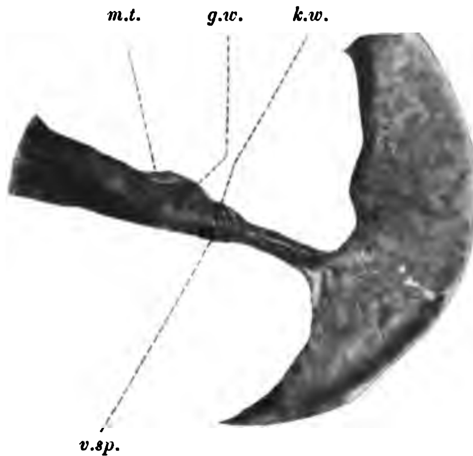


Fig. 128. CORTI'sches Organ aus der Basalwindung des menschlichen Neugeborenen. *g.w.* und *k.w.* großer und kleiner Epithelwulst. *m.t.* Membrana tectoria. *v.sp.* Vas spirale.

Der große Epithelwulst dagegen verkleinert sich, seine anfangs lang-cylindrischen Zellen werden immer niedriger und kleiden schließlich eine, das CORTI'sche Organ nach innen zu abschließende Rinne aus, die wir als Sulcus spiralis internus bezeichnen. Nur die äußersten Zellen des großen Epithelialwulstes wandeln sich noch zu den inneren DEITERS'schen Zellen um und legen sich der inneren Hörzelle direkt an.

Das CORTI'sche Organ sitzt nun auf der Membrana basilaris auf, die uns von den Reptilien her schon bekannt ist. Sie verdankt, wie dort, so auch hier ihre Entwickelung der Bildung der Scala tympani. Fig. 126 und 127 zeigten uns, wie sich das embryonale Bindegewebe in dicker Schicht zwischen Scala tympani und Epithel des Ductus cochlearis ausbreitet. In dieser noch sehr dicken Membrana basilaris erscheint unter dem kleinen Epithelwulst der Querschnitt eines Gefäßes, welcher in der Schnecke spiralig in die Höhe steigt und als Vas spirale bezeichnet wird. Die weiteren Veränderungen der Membrana basilaris beruhen nun darauf, daß in dieser Bindegewebsmasse Differenzierungen auftreten, die zur Bildung einer homogenen Schicht mit spärlichen Kernen führen, von der sich tympanalwärts feine Fasern differenzieren, welche radiär gestellt sind und die Basilarfasern bilden. Das, was nach der Scala tympani noch von Zellen übrig bleibt, bildet die tympanale Belegschicht.

Schon in den jüngeren Stadien der Schneckenentwickelung erkennt man auf dem Epithel des Ductus cochlearis, und zwar auf dem großen Epithelwulst und den medial von ihm gelegenen Zellen, einen feinen, leicht streifigen Saum, die erste Andeutung der CORTI'schen Membran oder Membrana tectoria. Es ist demnach diese Membran als eine

Cuticularbildung anzusehen (1861 A. L. II KÖLLIKER, 1863 HENSEN. 1868 MIDDENDORP, 1868 ROSENBERG, 1870 WINIWARTER, 1871 GOTTSTEIN, 1878 NUEL, 1884 RETZIUS, 1878 PRITCHARD, 1887 SCHWALBE. 1881 KUHN, 1867 HASSE). Nach den neuesten Untersuchungen von RICKENBACHER (1901) soll dieser cuticuläre Streifen aber nur bis an die innere Haarzelle, also an den Rand des kleinen Epithelwulstes heranreichen. Auf den Zellen des letzteren kommt es dann ebenfalls zur Ausscheidung einer sogenannten Deckschicht, welche bald mit der eigentlichen Membrana tectoria zu einem einheitlichen Ganzen verschmilzt. Es ist also die Membran doppelten Ursprungs und wird in ihrem größeren, inneren Anteil von großen, in ihrem äußeren, kleineren Randteil vom kleinen Epithelwulst geliefert.

Das fernere Wachstum der CORTI'schen Membran erfolgt durch Apposition, indem von den unterliegenden Zellen immer neue Schichten geliefert werden. Dadurch wird sie in ihren mittleren Partieen bedeutend verdickt, während sie nach außen und innen sich erheblich verschmälert (Fig. 128).

Ihr distales Ende geht eine ziemlich innige Verbindung mit den aus den Hörzellen hervorragenden Hörhaaren ein, die in die Membran gleichsam eingebettet sind. Wenn der große Epithelwulst einsinkt und sich dadurch der Sulcus spiralis internus bildet, spannt sich die Membran vom Limbus spiralis herüber frei über jenen Sulcus hinweg und legt sich über das CORTI'sche Organ bis zur letzten Hörzelle herüber, deren Grenze sie nicht überschreitet.

Bei oder nach der Geburt scheint die Verbindung zwischen Membrana tectoria und Hörhaaren bald gelockert oder ganz aufgehoben zu werden. Man findet nämlich, besonders in den oberen Schneckenwindungen, die Membran meist von den Hörzellen abgehoben oder auch ganz umgeschlagen (Fig. 124). Ob es sich hier um einen natürlichen Zustand oder um künstliche Abhebung handelt, ist zur Zeit noch unentschieden.

Die innige Verbindung zwischen Hörhaaren und Membrana tectoria hat AYERS (1892) dazu verleitet, die letztere direkt als eine Art Cupulabildung der ersteren aufzufassen. Die außerordentlich langen, aus den Hörzellen hervorschießenden Hörhaare sollen sich nach innen um und auf den Limbus spiralis auflegen, mit dessen Zellen sie dann verwachsen.

Auch BÖTTCHER (1870) und in neuester Zeit wieder CZINNER und HAMMERSCHLAG (1897) lassen die Membran entstehen aus feinen Härchen oder Wimpern. Die letzteren sollen sich nach BÖTTCHER auf sämtlichen Zellen des großen und kleinen Epithelwulstes finden, nicht nur auf den Hörzellen. Nach CZINNER und HAMMERSCHLAG dagegen finden sich diese Härchen nur auf den nach innen vom großen Epithelwulst gelegenen Zellen. Diese Härchen schließen sich zu einer Membran zusammen, die anfangs frei im Ductus cochlearis flottiert und sich später erst auf die Zellen des großen und kleinen Epithelwulstes auflegt.

Viel einfacher gestaltet sich die weitere Entwickelung der übrigen Wände des häutigen Schneckenganges. Die vestibulare Wand, d. h. die der Scala vestibuli anliegende, verdünnt sich außerordentlich stark, die anfangs kubischen Zellen werden ganz platt und bilden eine feine, endothelartige Membran, welche hier den Ductus cochlearis begrenzt. Ihr lagert sich äußerlich eine ganz ungemein dünne, fast strukturlose

Schicht auf, die gegen die Scala vestibuli wiederum durch eine Lage platter, mesenchymatöser Zellen abgeschlossen wird. Es brückt sich die so entstandene äußerst feine Membran, die Membrana Reissneri, ziemlich straff gespannt, von innen-unten vom sogenannten Limbus spiralis nach außen-oben schräg herüber.

An der Außenwand des Ductus cochlearis dagegen bleiben die Zellen cylindrisch, ja nehmen in den unteren Teilen eher an Höhe noch etwas zu. Das sich von dem entstandenen Knorpel resp. Knochen sondernde Bindegewebe läßt nach BAGINSKY (1886) zwei Lagen erkennen, eine äußere, straffe, zellarme und eine innere, zell- und gefäßreiche. Die letztere legt sich nun dem immer mehr und mehr verkümmernden Epithel sehr eng an und erscheint später im erwachsenen Zustand als ein die oberen drei Viertel der Außenwand des Schneckenkanals auskleidender, stark gefäßhaltiger Streifen, den man als Stria vascularis bezeichnet. Dieser von BAGINSKY und GOTTSTEIN (1871) vertretenen Anschauung gegenüber handelt es sich nach RETZIUS (1882) um ein echtes, gefäßführendes Epithel, das durch die eindringenden Gefäße destruiert ist. Nach unten zu geht an der Crista ligamenti spiralis die Stria vascularis in die unveränderten, cylindrischen Zellen des Sulcus spiralis externus über.



Fig. 129. CORTI'sches Organ eines jungen Meerschweinchens.



Fig. 130. CORTI'sches Organ des erwachsenen Mannes. Basalwindung.

Das zellärmere Bindegewebe der Außenwand erfährt eine bedeutende Verdickung und nimmt in seiner Gesamtheit ungefähr die Gestalt einer Mondsichel an, wir bezeichnen es als das Ligamentum spirale. Sein oberes Ende liegt noch jenseits der Anheftungsstelle der Membrana Reissneri in der Scala vestibuli, sein unteres in der Scala tympani. In seinem unteren Drittel liegt die Crista basilaris, der Ansatzpunkt der Membrana basilaris.

Eine ähnliche, mächtige Verdickung erfährt auch noch das Bindegewebe an der gegenüberliegenden Ecke des Ductus cochlearis, da, wo der große Epithelwulst sich abflacht. Der letztere hat sich, wie Fig. 129 und 130 zeigen, gewissermaßen eine Aushöhlung in dieses Bindegewebe gegraben, so daß dasselbe, das Epithel weggedacht, wie

eine Art Zahn in das Lumen vorspringt. Je mehr sich nun der große Epithelwulst verkleinert, um so mächtiger wird dieser Limbus spiralis, von dessen Firste herab, den Sulcus spiralis internus überbrückend, die Membrana tectoria sich auf das CORTI'sche Organ auflegt. Von oben gesehen, d. h. von der Scala vestibuli aus zeigt dieser Limbus spiralis nach Entfernung der REISSNER'schen Membran, der Membrana tectoria und des Epithels radiär gestellt tiefe Furchen, welche ihn in die einzelnen Gehörzähne, HUSCHKE'schen Zähne, zerlegen. Die Furchen werden ausgefüllt durch die Epithelzellen.

Die Entwickelung der übrigen Teile der Labyrinthwand.

Ueber diesen Punkt können wir uns ziemlich kurz fassen. Wie wir schon in dem vorigen Kapitel gesehen haben flachen sich die Zellen der nicht specifischen Teile des häutigen Labyrinths stark ab, und es wird so der größte Teil des Sacculus, Utriculus und der Bogengänge ausgekleidet von einem sehr niedrigen Plattenepithel. Nur an einzelnen Stellen erhält sich ein höheres, kubisches Epithel. Das ist besonders der Fall an den Bogengängen, und zwar in einer Linie, welche der konvexen Cirkumferenz eines jeden Bogenganges entspricht und als Raphe bezeichnet wird und außerdem in den Ampullen innerhalb des sogenannten Planum semilunatum, einer Zone kubischen oder cylindrischen Epithels, welches jede Crista halbmondförmig umgiebt.

Nach außen zu verdichtet sich das dem Epithel anliegende Mesenchym zu einem im allgemeinen äußerst dünnen, fast strukturlosen, höchstens etwas streifigen Häutchen. Nur an den verschiedenen Nervenendstellen erreicht die Membrana propria eine stärkere Dicke und enthält zahlreiche Kerne.

Außer dieser Membrana propria lagert sich nun an den einzelnen Stellen in sehr verschiedener Mächtigkeit dem häutigen Labyrinth noch perilymphatisches Gewebe auf, welches auch gefäßhaltig ist. Es durchzieht dasselbe die perilymphatischen Räume anfangs in großer Mächtigkeit, nur kleine Maschen zwischen sich lassend (Fig. 131), später jedoch reduziert sich dasselbe immer mehr, die Maschen werden größer und die Bindegewebsbalken werden spärlicher, je stärker sich durch die Verflüssigung des perilymphatischen Gewebes die Perilymphe ausbildet.

Die spärlichen Bindegewebsbalken inserieren dann einerseits an der Membrana propria, andererseits an das das knöcherne Labyrinth auskleidende Periost.

Ueber die besonderen Modifikationen, welche das Gewebe der Membrana propria in der Schnecke erleidet, ist dort schon ausführlich gehandelt worden.

Die Entwickelung der perilymphatischen Räume.

Auch über diesen Punkt können wir uns kurz fassen. Es ist ja schon ein und zwar der wichtigste Teil desselben, die Scala tympani und vestibuli, bei der Entwickelung der Schnecke abgehandelt worden. Die ersten Spuren von der Entstehung eines perilymphatischen Raumes treten schon lange vor der Bildung der Scala tympani lateral vom Sacculus und Utriculus auf. Hier wird nach und nach das perilymphatische Gewebe verflüssigt, und es entsteht zwischen der

lateralen Wand der beiden Säckchen und der knorpeligen resp. knöchernen Wand des Labyrinths ein großer perilymphatischer Raum, die Cisterna perilymphatica, in die man von außen direkt durch das Foramen ovale, verschlossen von der Steigbügelplatte gelangt, wie das Fig. 133 demonstriert.

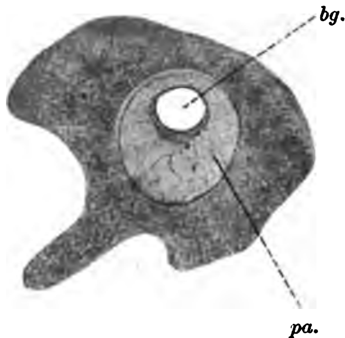


Fig. 131.

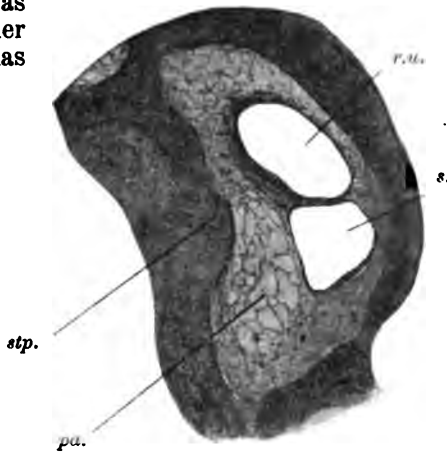


Fig. 132.

Fig. 131 und 132. Zwei Schnitte durch das Labyrinth eines Hundeembryos. *bg.* **Bogengang.** *pa.* **perilymphatischer Raum, noch mit embryonalem Bindegewebe ausgefüllt.** *r.u.* **Recessus utriculi mit seiner Macula acustica.** *s.* **Sacculus.** *stp.* **Stapes.**

Von der Cisterna perilymphatica breitet sich die Hohlraumbildung zunächst in die knorpeligen Bogengänge aus, so zwar, daß auf der konvexen Cirkumferenz derselben ein sehr weiter Spaltraum entsteht, während der häutige Bogengang auf der konkaven Seite des knorpeligen Bogenganges seinem Periost dicht angelagert ist (Fig. 131).

Gleichzeitig mit der Bildung der perilymphatischen Räume innerhalb der Bogengänge setzt auch die Scalenbildung ein, und es resultiert schließlich ein das gesamte häutige Labyrinth umspülendes Hohlraumsystem, das durch einen engen Gang, den Ductus perilymphaticus, mit den Subarachnoidealräumen in Verbindung steht. Dieser Gang mündet im Vestibularteil der Scala tympani, tritt durch das Felsenbein hindurch und mündet in der Fossa jugularis. Ueber seine Entwickelung ist nichts Näheres bekannt.

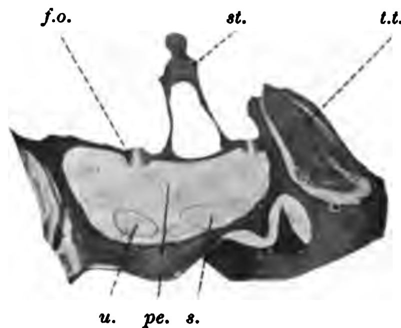


Fig. 133. Schnitt durch das Gehörorgan des Meerschweinchens. *u.* **Utriculus.** *s.* **Sacculus mit seiner Macula acustica.** *pe.* **Cisterna perilymphatica.** *st.* **Stapes.** *f.o.* **Rand des Foramen ovale.** *t.t.* **Musculus tensor tympani.**

Die Entwickelung des tubo-tympanalen Raumes.

Wenn auch eine vollständige Uebereinstimmung über die Entwickelung der Mittelohrräume bis heute noch nicht erzielt worden ist, so darf man doch auf Grund der neuesten Untersuchungen auf diesem

Gebiete die Behauptung aufstellen, daß der tubo-tympanale Raum bei allen Wirbeltierklassen denselben Ursprung zeigt. Er läßt sich nämlich immer entweder direkt oder indirekt auf die 1. Schlundspalte zurückführen, welche bei manchen Selachiern die sogenannte Spritzlochkieme bildet.

Das Vorhandensein der uns hier interessierenden 1. Schlundspalte oder Schlundtasche war für die Fische von REICHERT (A. L. I, 1837), für die Vögel von HUSCHKE (1827) und BAER (1827), für den Menschen von RATHKE (1828), BAER (1827) und BURDACH (1828) festgestellt worden. HUSCHKE (1826) hat zuerst die Vermutung ausgesprochen, daß sich aus der 1. Kiemenspalte bei den höheren Wirbeltieren der tubo-tympanale Raum herausbildet. Diese Lehre ist dann von REICHERT, RATHKE (1861, A. L. II und 1862) und KÖLLIKER (1861, A. L. II) begründet durch GOETTE (1875, A. L. III, 7) C. K. HOFFMANN (1884), PIERSOL (1888), TUTTLE (1883/84) und SPEMANN (1898) vertreten und mit neuen Beweisen belegt worden. Entgegenstehende Angaben rühren von URBANTSCHITSCH (1877), HUNT (1877), MOLDENHAUER (1877), GRADENIGO (1887) und KASTSCHENKO (1887) her. Sie lassen den tubo-tympanalen Raum entweder von der Mundbucht oder der Rachenhöhle aus sich bilden.

Es wird für unsere Betrachtung von Wichtigkeit sein, die 1. Schlundspalte bei den einzelnen Wirbeltierklassen etwas näher ins Auge zu fassen.

Bei den Fischen erlangt die 1. Schlundspalte keine größere Bedeutung, sie schließt sich bei den meisten derselben bald nach ihrer Oeffnung wieder, nur bei den Selachiern und manchen Ganoiden z. B. Acipenser, Polyodon, Polypterus, wird der Verschluß ein unvollständiger, und es bleibt ein Kanal zurück, welcher, in unmittelbarer Nähe des häutigen Labyrinths vorbeiziehend, einerseits in die Rachenhöhle, andererseits dicht hinter dem Auge mündet.



Fig. 134. Horizontalschnitt durch die Schlundhöhle einer 5 mm langen Froschlarve, halbiert (nach SPEMANN 1898). *ep.* Epidermis. *1, 2, 3, 4, 5, sF.* erste bis fünfte Schlundfalte.

Bei den Amphibien können wir von einer 1. Schlundspalte überhaupt nicht sprechen, sondern nur von einer Schlundfalte. Während alle übrigen Schlundfalten hier die Epidermis erreichen, ist das bei der 1. nicht der Fall. Sie bleibt gewissermaßen rudimentär, verschwindet auch bei den Caudaten vollständig wieder und erlangt nur bei den Anuren, zuerst bei den Pelobatiden eine größere Bedeutung dadurch, daß sich von ihr aus der tubo-tympanale Raum bildet.

Ganz anders liegen die Verhältnisse bei den Reptilien, von denen wir aber nur über die Saurier, Ophidier und Chelonier sichere Nachrichten besitzen (1886 und 1890, A. L. III, 8 C. K. HOFFMANN, 1886 und 1893 VAN BEMMELEN, 1886 DE MEURON, 1886 und 1888 LIESSNER). Hier buchtet sich die 1. Kiementasche als Schlauch gegen die Epidermis vor und trifft dabei auf eine Furche, 1. Schlund-

furche, die sich an der Körperoberfläche entsprechend ihrem Verlauf bildet. Es kommt dann wahrscheinlich in einer gewissen Periode des embryonalen Lebens zu einem Durchreißen der beide trennenden Schlußmembran, so daß wir dann von einer 1. Schlundspalte sprechen dürfen (HOFFMANN, LIESSNER, VAN BEMMELEN), doch stellt diese offene Schlundspalte nur eine kurze und bald vorübergehende Episode des Embryonallebens dar, indem sie wieder verwächst, sowie auch die 1. Schlundfurche verstreicht. Bei den Ophidiern bildet sich auch die ganze Schlundtasche wieder zurück, so daß bei der jungen Schlange ihre Spuren kaum mehr zu bemerken sind, bei Cheloniern, Sauriern und Crocodilinen dagegen wandelt sich die 1. Schlundspalte zum Canalis tubo-tympanicus um.

Ganz ähnlich sind die Verhältnisse bei den Vögeln. Wir verdanken KASTSCHENKO (1887) eine eingehende Darstellung des Schlund-

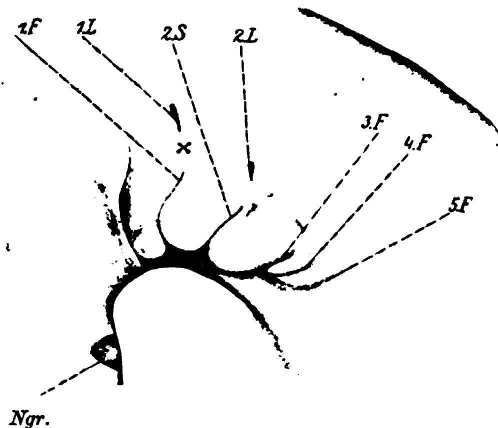


Fig. 135. Aeußere Oberfläche des Schlundspaltengebietes von einem Hühnerembryo am Ende des 3. Tages der Bebrütung. *1.F.*, *3.F.*, *4.F.*, *5.F.* erste, dritte, fünfte Schlundfurche. *1.L.*, *2.L.* erstes und zweites Schlundloch. *2.S.* zweite Schlundspalte. *x* die Stelle, wo der äußere Gehörgang entsteht. *Ngr.* Nasengrube. (Nach KASTSCHENKO 1887.)

spaltengebiets beim Hühnchen. Beim 2-tägigen Hühnchen verläuft dicht vor dem noch weit offenen Labyrinthbläschen eine seichte Furche, ihr entspricht eine Ausstülpung des Vorderdarms, deren Epithel schon mit der Epidermis verklebt ist. Am Anfang des 3. Tages sondert sich dann die 1. Schlundfurche in zwei Abschnitte, einen ventralen, spaltförmig verengten und einen dorsalen, grubenförmigen. Am 3. Tage erfolgt der Durchbruch der Verschlußmembran, und zwar nur im Bezirk jenes beschriebenen Grübchens, es entsteht das 1. Schlundloch (Fig. 135 *1L*). Die 1. Schlundtasche ist in ihrem dorsalen Teil mehr entwickelt als in ihrem ventralen, und nachdem sich am Ende des 4. Tages das 1. Schlundloch wieder geschlossen hat, rückt sie mehr und mehr von der Epidermis ab und geht in den lateralen Teil des tubo-tympanalen Raumes über.

Bei den Säugetieren bildet sich ebenfalls eine 1. Schlundtasche aus, der eine 1. Schlundfurche entspricht. Ob es hier zu einem Durchbruch kommt, ist nicht mit Bestimmtheit zu sagen. Es wurde derselbe beobachtet von LIESSNER (1888) beim Schaf und von FRORIEP (1885) beim Rind, von vielen anderen wieder geleugnet, jedenfalls scheint er nach HIS (1881) nicht die Regel zu bilden. Fig. 136 zeigt uns das Modell des Vorderdarms eines Kaninchenembryos von 9 Tagen 11 Stunden. Hier erscheint die 1. Schlundtasche als eine stattliche Falte, welche sich von der Mittellinie nach vorn, außen

und dorsalwärts erstreckt und in der Spitze ($Sp.T^1$) endet. Die letztere ist durch eine bogenförmig verlaufende Firste *Rr.* mit der vorderen Ausbuchtung der Rachenhöhle verbunden (PIERSOL 1888).

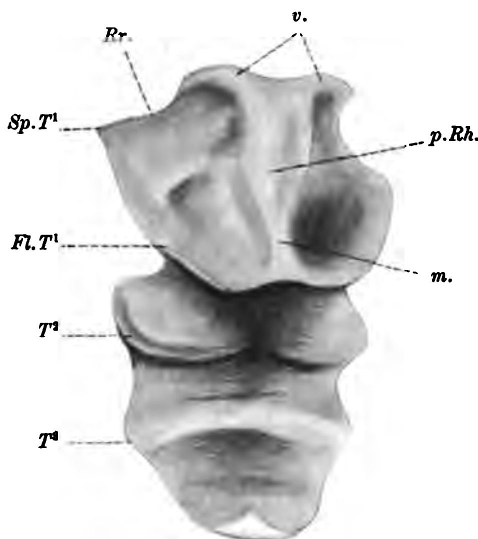


Fig. 136. Modell des Schlundspaltengebietes eines Kaninchenembryos von 9 Tagen 11 Stunden (nach PIERSOL 1888). *v.* vordere seitliche Vertiefung der Rachenhöhle. *Rr.* Rachenrinne. $Fl.T^1$, $Sp.T^1$ Flügel und Spitze der ersten Schlundtasche. *p.Rh.* primäre Rachenhöhle. *m.* Ausbuchtung zwischen den inneren Enden des ersten Bogenpaares. T^2, T^3 zweite und dritte Schlundtasche.

Auch für den Menschen besitzen wir eine eingehende Darstellung von SIEBENMANN (1874). Hier entspricht die 1. Schlundtasche dem mittleren Drittel der späteren Paukenhöhle.

Es soll nun im einzelnen auseinandergesetzt werden, wie sich von dieser 1. Schlundfalte oder -tasche der tubo-tympanale Raum herleitet. Es kommt für uns natürlich nur die Wirbeltierreihe von den Anuren aufwärts mit Ausschluß der Ophidier in Betracht. Bei den Anuren findet sich mit Ausnahme der Pelobatiden immer eine geräumige Paukenhöhle, die außen durch ein Trommelfell geschlossen wird und innen durch eine weite Tuba Eustachii in die Rachenhöhle mündet. Bei den Cheloniern zerfällt die Paukenhöhle durch ein Septum in einen äußeren und inneren Teil, deren ersterer sich in die kurze Tube fortsetzt. Bei den Crocodilinen finden sich außer einer Tuba auditiva noch 2 weitere Kanäle, welche die Paukenhöhle mit dem Ostium pharyngeale verbinden; hier treten, ebenso wie bei den Cheloniern, Nebenhöhlen auf, die, in den benachbarten Knochen gelegen, mit der Paukenhöhle kommunizieren. Sie finden sich dann in stärkerer Ausbildung bei den Vögeln und Säugetieren.

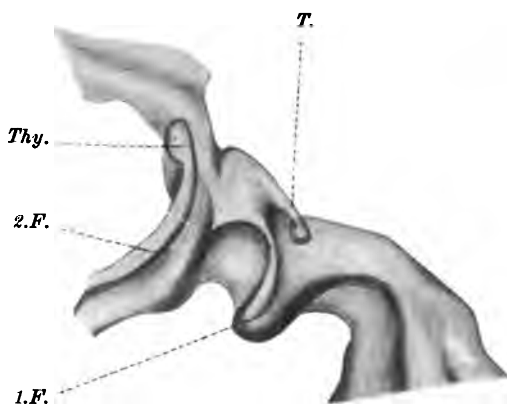


Fig. 137. Modell der Schlundhöhle einer 5 mm langen Froschlarve (nach SPEMANN 1898). *1.F.*, *2.F.* erste und zweite Schlundfalte. *T.* Tube. *Thy.* Thymus.

Bei den Anuren bildet sich, wie das Fig. 137 zeigt, von der Höhe der 1. Schlundfalte ein Epithelzapfen, der, in der Folge etwas gekrümmt, stark in

die Länge wächst und an seinem Ende eine kolbige Verdickung trägt. Der mittlere Abschnitt ist sehr dünn, die vordere kolbige Verdickung liegt ohne jede Verbindung mit dem Gehörorgan unter dem vorderen Teil des Auges. Während der Metamorphose beginnt dieser Zellstrang sich auszuhöhlen und nimmt, indem er sich gleichsam nach hinten verschiebt, seine definitive Lage ein (1893 GAUPP, 1890 VILLY, 1898 SPEMANN). Bei der Aushöhlung des soliden Zellstranges soll nach VILLY der letztere zunächst in verschiedene Glieder zerfallen, in deren jedem sich eine Höhlung bildet. Später verschmelzen dann wieder die einzelnen Hohlraumsysteme miteinander. Auch der Zusammenhang des Zellstranges mit der Rachenhöhle scheint eine Zeit lang verloren zu gehen und durch eine von der Rachenhöhle sich bildende Einstülpung wiederhergestellt zu werden. Der vordere Abschnitt des tubo-tympanalen Raumes erweitert sich erst nach vollendeter Metamorphose zu einem trichterförmigen Raum, der die Columella in sich einschließt und außen von dem Trommelfell verschlossen wird.

Die älteren Angaben von REICHERT und GOETTE (1875, A. L. III, 7), nach welchen sich der tubo-tympanale Raum der Anuren nicht aus der 1., sondern der 2. Schlundfalte entwickeln soll, dürften durch die erwähnten neueren Arbeiten definitiv widerlegt sein.

Bei den Reptilien, d. h. bei den in dieser Beziehung allein eingehend untersuchten Lacertiliern (1890 C. K. HOFFMANN), ist die erste Schlundtasche ein enger, spaltförmiger Raum, der sich erst ziemlich spät erweitert und unter Resorption des ihn umgebenden embryonalen Schleimgewebes den Stapes allseitig umfließt. Es kommt so dieses Gehörknöchelchen innerhalb der immer mehr auswachsenden Paukenhöhle zu liegen. Je mehr sie nach außen vorreicht, um so mehr verdünnt sich die sie abschließende Hautdecke zu einem Trommelfell. Mit dem Rachen steht die Paukenhöhle der Lacertilier in weit offener Verbindung, so daß man von einer Tube eigentlich nicht reden kann.

Die Paukenhöhle der Vögel entsteht dadurch, daß mit der 1. Schlundtasche ein anderer Raum in Verbindung tritt, welcher nach KASTSCHENKO (1887 und 1887a) eine Ausbuchtung der Schlundwand zwischen 1. und 2. Schlundtasche darstellt und als primäre Paukenhöhle bezeichnet wird. Indem nun in diese primäre Paukenhöhle die knorpelige Labyrinthwand hineinwächst, wird sie in einen inneren kurzen Abschnitt, Tuba Eustachii, und einen äußeren weiteren Abschnitt, die sekundäre Paukenhöhle, zerlegt. Ihr laterales Ende trifft auf den von außen vordringenden äußeren Gehörgang, geht aber dabei etwas ventral an ihm vorbei, so daß die beiderseitigen Enden nicht gegen sondern nebeneinander parallel gelagert sind.

Abweichend von dieser Darstellung läßt MOLDENHAUER (1877) den tubo-tympanalen Raum der Vögel als Erweiterung der Rachenwand unabhängig von der 1. Schlundtasche entstehen. Sie leitet sich her von einer Rinne, welche, von der ersten Kiemenspalte ausgehend nach oben in den Winkel zwischen Ober- und Unterkieferfortsatz mündet. Infolge eines allmählich fortschreitenden Resorptionsprozesses erweitert sich das laterale Ende dieses Sulcus und dringt immer weiter nach außen vor, die knorpelige Columella dabei umfassend. Das anfänglich weite Ostium pharyngeum verengt sich durch die Verwachsung der beiden Kiemenbogen.

Sehr eingehende Darstellungen besitzen wir von der Entwickelung der Paukenhöhle bei den Säugern. PIERSOL (1888) hat an der Hand von Plattenmodellen die Entwickelung der Paukenhöhle beim Kaninchen studiert. Die früher (p. 123, Fig. 136) beschriebene erste Schlundtasche des Kaninchens bildet den Ausgangspunkt für die Bildung des tubo-tympanalen Raumes. Zu ihr gesellen sich eine dorsalwärts absteigende Rinne der Rachenwand (*Rr.*), die Rachenrinne und eine die 1. und 2. Schlundtasche miteinander verbindende Aussackung der Schlundwand (*Sche.*), die seitliche Schlunderweiterung. Wenn es dann bei fortschreitender Entwickelung zur Verschiebung der Kiemenbogen und damit zur Bildung des Sinus praecervicalis kommt, bildet sich die 2. Schlundtasche stark zurück, wogegen jene seitliche Schlunderweiterung an Ausdehnung zunimmt. Die 1. Schlundfalte wächst ebenfalls und vereinigt sich sowohl mit der Rachenrinne, als auch mit der Schlunderweiterung. Sie stellt jetzt (Fig. 139) eine hohe enge Spalte dar, deren oberer Rand, eine enge Rinne, die frühere Rachenrinne bildet. An ihrer Basis besitzt sie eine starke Erweiterung, welche die Schlunderweiterung und die Spitze der ehemaligen 2. Schlundtasche in sich faßt. Aus diesem letzteren Abschnitt geht hervor die Tuba Eustachii. Ihre Verengerung wird bewirkt durch Druck von dem mächtig anwachsenden knorpeligen Labyrinth her. Von dem oberen Rand der primären Paukenhöhle wächst dann in dorsoventraler Richtung die eigentliche, anfangs ziemlich weite Paukenhöhle aus, erfährt aber durch den hereinwachsenden Hammer eine starke Einengung. Fig. 140 stellt diese

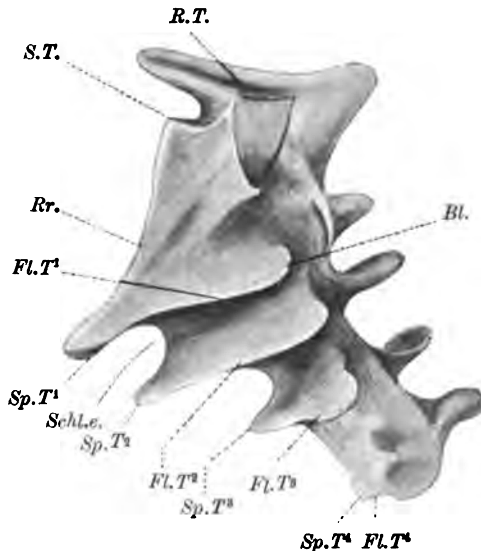


Fig. 138. Modell der Schlundhöhle eines Kaninchenembryos von 11 Tagen (nach PIERSOL 1888). *Sp.T¹*, *Sp.T²*, *Sp.T³*, *Sp.T⁴* Spitze der ersten bis vierten Schlundtasche. *Fl.T¹*, *Fl.T²*, *Fl.T³*, *Fl.T⁴* Flügel der ersten bis vierten Schlundtasche. *R.T.* RATHKE'sche Tasche. *S.T.* SEESEL-sche Tasche. *Rr.* Rachenrinne. *Bl.* Blindsack des Flügels der ersten Schlundtasche. *Schl.e.* seitliche Schlunderweiterung.

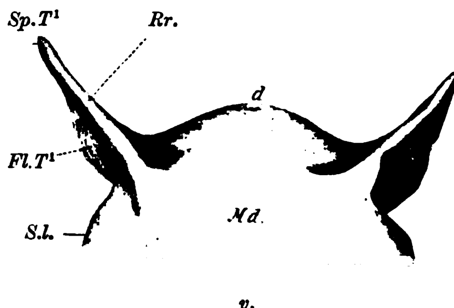


Fig. 139. Modell der hinteren Hälfte der Mundrachenhöhle eines 13 Tage alten Kaninchenembryos (nach PIERSOL 1888). *Sp.T¹*, *Fl.T¹* Spitze, Flügel der ersten Schlundtasche. *S.l.* Sulcus lingualis. *Rr.* Rachenrinne, *d.* dorsale, *v.* ventrale. *Md.* Dach der Mundrachenhöhle.

Verhältnisse vom Mausembryo dar. Hier ist die Tube noch ziemlich weit und kurz, doch hat sie von ihrer ursprünglichen Weite durch das andrängende knorpelige Labyrinth schon erheblich verloren. Die Verlängerung der Tube erfolgt dann hauptsächlich durch die successive Dickenzunahme der Schlundwand. In die relativ weite Paukenhöhle ist die Hammeranlage hereingewachsen, und sie erscheint dadurch in zwei Schenkel gespalten. Lateral erkennt man die Anlage des äußeren Ohres und des Gehörganges.

Bei der Vergrößerung der Paukenhöhle umwachsen die Hohlräume allmählich die einzelnen Gehörknöchelchen. Die Schleimhaut liegt ihnen, wie den nun verknöcherten Wandungen jedoch nicht dicht auf, sondern ist von denselben durch eine mächtige lockere Submucosa getrennt, das sogen. Polster. Erst gegen das Ende der Fötalzeit beginnt dieses Polster allmählich zu schwinden, und die Schleimhaut legt sich dem Knochen straff auf. Es enthält dann die Paukenhöhle des reifen Foetus nur eine geringe Menge Flüssigkeit. Sie wird nach der Geburt resorbiert, und von der Tube her dringt in die Paukenhöhle Luft ein.

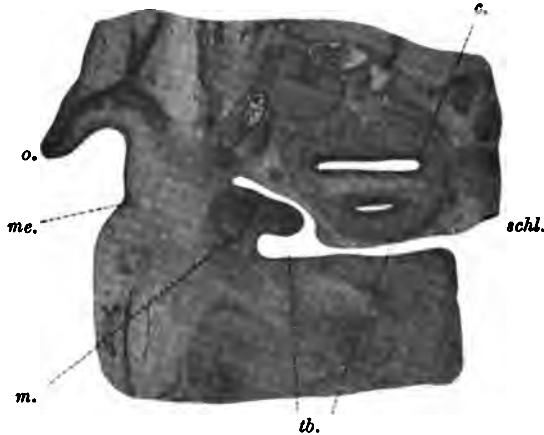


Fig. 140. Horizontalschnitt durch den Kopf eines 14 Tage alten Mausembryos. *schl.* Rachenhöhle. *tb.* tubo-tympanaler Raum. *m.* Anlage des Hammers. *me.* Anlage des äußeren Gehörganges. *ö.* Ohrmuschel. *c* Schnecke.

Die Tuba Eustachii erhält noch während des Embryonallebens eine knorpelige Stütze, und zwar erscheinen beim menschlichen Embryo im 4. Monat die ersten Anzeichen der Knorpelbildung an der medialen Seite des oberen Endes. Die Entstehung der Nebenhöhlen des Mittelohres fällt nicht mehr in die Embryonalzeit, sie können sich erst nach dem Auswachsen des Proc. mastoideus bilden.

Das Epithel des tubo-tympanalen Raumes ist anfangs ein Cylinderepithel, später bildet es sich jedoch in dem tympanalen Abschnitt zu einem kubischen Epithel um, nur in der Tube erhält sich das Cylinderepithel und erhält einen Flimmerbesatz.

Von den Muskeln des Mittelohres ist der Musc. stapedius phylogenetisch der ältere (Killian 1890) der Musc. tensor tympani der jüngere, ontogenetisch ist es beim Menschen umgekehrt. Nach Broman (1899) erscheint der Tensor tympani hier bereits im 2. Monat, an seinem distalen Ende mit dem Musc. tensor veli palatini zusammenhängend, der Musc. stapedius dagegen erst in der Mitte des 3. Monats. Der Musc. stapedius findet sich bereits bei Saurierembryonen, wird jedoch später zurückgebildet, im ausgewachsenen Zustand besitzen ihn die Crocodilinen und Vögel, allerdings inseriert er hier nur embryonal an der Columella, später an dem Trommelfellrand (Killian 1890). Der Musc. tensor tympani kommt in der ganzen Wirbeltierreihe nur den Säugern zu.

Die Entwickelung des Trommelfells und des äußeren Gehörganges.

Die Entwickelung des äußeren Gehörganges geht aus von der ersten äußeren Kiemenfurche. Beim Hühnchen entsteht nach KASTSCHENKO (1887) am 6. Tage zwischen der ersten Schlundfurche und dem ersten Schlundloch, ungefähr in der Mitte der zwischen beiden stehen gebliebenen Substanzbrücke, eine seichte Grube. Dieselbe vertieft sich dadurch sehr rasch, daß ihre Umgebung sich vorbuchtet, und bildet den äußeren Gehörgang (s. Fig. 135*x*). Es entspricht also der Grund des äußeren Gehörgangs nicht der Verschlußstelle der ersten Schlundspalte, denn diese bildet ja das erste Schlundloch.



Fig. 141.

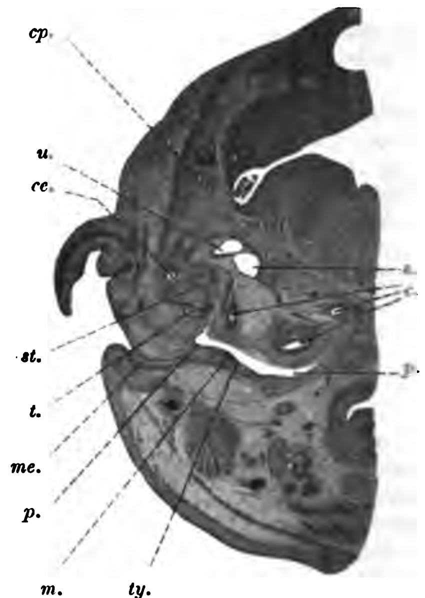


Fig. 142.

Fig. 141. Menschlicher Embryo aus dem Anfang des 2. Monats. Erste Kiemenfurche mit den Auricularhöckern (nach SCHWALBE 1898). *o.*, *m.*, *u.* oberes, mittleres und unteres Ohrgrübchen.

Fig. 142. Schnitt durch den Kopf eines älteren Meerschweinchenfoetus. *p.* Paukenhöhle. *me.* äußerer Gehörgang. *ty.* Trommelfell, darin die Anlage des Hammergriffes (*m.*). *st.* Steigbügel. *i.* Amboß. *c.* Schneckenwindungen. *s.* Sacculus. *u.* Utriculus. *ce.* und *cp.* äußerer und hinterer Bogengang.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse beim Säugetier (KASTSCHENKO 1887a). Hier finden sich im Verlauf der ersten äußeren Kiemenfurche 3 Vertiefungen, das obere, mittlere und untere Ohrgrübchen. Von ihnen entspricht das erste dem Schlundloch der Vögel. Dieses obere Ohrgrübchen verstreicht sehr bald wieder, während das mittlere und vor allem das untere Ohrgrübchen sich stark vertiefen dadurch, daß sich in ihrer Umgebung aus Teilen des ersten und zweiten Kiemenbogens Wülste erheben, die zur Bildung des äußeren Ohres führen. Während das mittlere Ohrgrübchen oberflächlicher liegen bleibt, wird das untere Ohrgrübchen in die Tiefe versenkt. Das erstere bildet die Fossa intercruralis der Ohrmuschel, das letztere aber den äußeren Gehörgang. Es liegt also von vornherein der Grund des äußeren Gehörganges ventral von der Spitze der ersten Schlundtasche, d. h. vom tubo-tympanalen Raum.

In dem weiteren Verlauf der Entwickelung kommt die laterale Spitze des tubo-tympanalen Raumes infolge der mächtigen Verdickung der seitlichen Partieen des Kopfes immer tiefer zu liegen. Gleichzeitig aber rückt die mediale Spitze des äußeren Gehörganges auch immer weiter nach innen vor und schiebt sich dabei ventral vor den proximalen Abschnitt der Paukenhöhle. Sehr anschaulich demonstriert diese Verhältnisse die vorstehende Fig. 142 von einem Meerschweinchenembryo. Der äußere Gehörgang stellt hier einen von der äußeren Ohröffnung im stumpfen Winkel abgehenden Zellstrang dar, der dadurch entstanden ist, daß der ursprüngliche, allerdings sehr enge Hohlraum von gewucherten Epithelzellen ausgefüllt ist. Sein Endabschnitt hat sich neben dem blinden Ende der Paukenhöhle vorbeigeschoben, und zwischen beiden ist das durch die dichte Lagerung seiner Zellen kenntliche Trommelfell entstanden. In ihm erscheint, etwas in die Paukenhöhle vorspringend, das Manubrium des Hammers. In dem lockeren mesenchymatösen Gewebe erkennt man weiter dorsalwärts den Amboß und den die Fenestra ovalis verschließenden Steigbügel, beide noch gänzlich extratympanal gelegen. Doch schon zeigen sich die ersten Spuren der Resorption jenes lockeren Gewebes, und bald werden die Gehörknöchelchen von dem tympanalen Hohlraum umflossen werden.

Beim menschlichen Embryo setzt die Bildung des äußeren Gehörganges ungefähr mit dem Ende des 2. Monats ein, beim Kaninchen am 16. Tage, beim Meerschweinchen am 23.–25. Tage (Dreyfuss 1893).

Das Trommelfell liegt anfangs horizontal und genau in einer Ebene mit dem äußeren Gehörgang. Es besteht aus undifferenziertem Mesenchym und ist, wie auch unsere Abbildung zeigt, eine recht dicke Gewebsschicht, in welcher das Manubrium mallei eingebettet ist. Seine weitere Entwickelung und histologische Differenzierung steht in engem Zusammenhang mit der Ausbildung des Os tympanicum. Es legt sich dasselbe nämlich als reiner Deckknochen ohne knorpelige Vorstufe in seinem unteren vorderen Quadranten zunächst an, und zwar so, daß sich hier die Zellen jener das Trommelfell bildenden Gewebsplatte verdichten (1893 Dreyfuss, 1899 Broman). Gleichzeitig findet eine Aufhellung der Zellen, die medial von dieser Partie liegen, statt. Sie ordnen sich zu radiären Zügen an, welche von dem neugebildeten Stücke des Trommelfellringes zum Manubrium des Hammers ziehen. Das letztere und mit ihm natürlich auch die Trommelfellanlage richtet sich dabei immer mehr aus seiner horizontalen Lage auf. Indem nun dieser Prozeß der Knochenbildung und Umordnung der Zellen nach oben hin fortschreitet, entsteht ein Knochenring, von dessen innerem Rande die Trommelfellfasern nach dem Manubrium hin strahlen. Nur an einer Stelle bleibt der Ring unvollständig, das ist im oberen Teil, wo der Hammer in die Trommelfellanlage hineintritt. Hier kann sich also auch keine Faserschicht ausbilden, und es wird der freibleibende Raum durch embryonales Bindegewebe ausgefüllt, das bei seiner späteren Reduktion die Membrana flaccida bildet. Eine Oeffnung in derselben, ein sogen. Foramen Rivini, findet sich normalerweise nicht, sondern entsteht durch Einreißen der Membrana flaccida, die ja wegen des Mangels einer Membrana propria viel leichter zerreißlich ist als die Membrana tensa.

Es setzt sich dann die Membrana tensa des Trommelfelles, von außen nach innen gerechnet, aus 5 Schichten zusammen, 1) dem geschichteten Epithel des äußeren Gehörganges, 2) dem subcutanen Ge-

webe desselben, 3) der Membrana propria, 4) dem submukösen Gewebe der Paukenhöhlenschleimwand und 5) deren kubischem Epithel. Mit der am Ende des 5. Monats beim menschlichen Embryo beendigten Verknöcherung des Annulus tympanicus nähert sich das Trommelfell seiner definitiven Gestalt, die es ungefähr am Ende der Schwangerschaft erreicht. Das Trommelfell des Neugeborenen steht in seinen Dimensionen nur wenig hinter denen des Erwachsenen zurück (SIEBENMANN 1898).

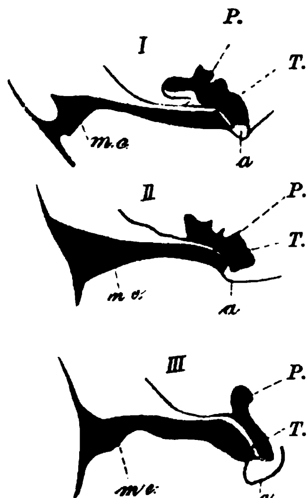


Fig. 143. Drei schematische Längsschnitte durch den äußeren Gehörgang und Trommelfell. I von einem 9-monatlichen Foetus. II von einem 2-monatlichen Kind. III von einem 6-monatlichen Kind. (Nach SYMINGTON 1885.) *m.e.* äußerer Gehörgang. *T.* Trommelfell. *P.* Paukenhöhle. *a.* Annulus tympanicus.

Das Lumen des äußeren Gehörganges ist beim siebenmonatlichen menschlichen Embryo noch völlig verschlossen, da die untere Wand in ihrem inneren Teil dem Trommelfell, in ihrem äußeren Teil der oberen Gehörgangswand dicht anliegt (SYMINGTON 1885). Nach den Untersuchungen von SCHWALBE (1898) soll allerdings auch schon in dieser Embryonalperiode der äußere Abschnitt des Gehörganges trichterförmig erweitert und nur durch Vernix caseosa verstopft sein (cf. Fig. 143). Die Erweiterung des Lumens wird hauptsächlich bedingt durch die Aufrichtung des Trommelfells.

Die Länge des Gehörganges nimmt bis zur Geburt stetig zu, dann aber wiederum ab in den ersten Monaten des extrauterinen Lebens, um nach dem 3. Monat wieder anzuwachsen (1885 SYMINGTON). Folgende Tabelle von SYMINGTON giebt darüber näheren Aufschluß:

	Alter	Länge des Bodens	Länge des Daches
1.	Foetus, 7 Monate	16 mm	10 mm
2.	„ 9 „	20 „	15 „
3.	„ 9 „	19 „	15 „
4.	Kind, 2 „	17 „	13 „
5.	„ 6 „	19 „	14 „
6.	„ 12 „	20 „	15 „
7.	„ 2 Jahre	22 „	16 „
8.	„ 5 „	23 „	16 „

Es soll noch kurz auf die Entwickelung des Trommelfells bei den Vögeln eingegangen werden, die eingehend von MOLDENHAUER (1877) beim Hühnchen bearbeitet worden ist. Wie schon p. 128 berichtet worden ist, geht die Bildung des äußeren Gehörganges beim Hühnchen von einer Grube aus, welche im Bereiche der 1. Schlundfurche ventral vom 1. Schlundloch gelegen ist (1887 KASTSCHENKO). Indem sich die Umgebung dieses äußeren Ohrgrübchens erhebt, wird das

primitive Trommelfell in die Tiefe versenkt, und es kommt zur Bildung eines äußeren Gehörganges, der jedoch niemals eine ansehnlichere Länge erreicht. Das Trommelfell hat von vornherein seine definitive Neigung, es nimmt anfangs an Dicke zu, um sich späterhin wieder zu verdünnen. Das primitive Trommelfell wird außen überzogen von einer zweischichtigen Epidermis, innen von dem Plattenepithel der Paukenhöhle. Dazwischen schiebt sich das Mesoderm, das anfangs aus rundlichen, später mehr platten Zellen besteht. Von den Zellen werden dann Fasern ausgeschieden, die zusammen mit den stark abgeplatteten Kernen die Membrana propria des Trommelfells ausmachen (1877 MOLDENHAUER).

Außerordentlich schwankende Zustände in Bezug auf die Ausbildung des äußeren Ohres zeigen bekanntermaßen die Reptilien. Vollständig fehlt dasselbe den Ophidiern, den Agamiden und allen grabenden Familien der Lacertilier, auch Chamaeleo gehört hierher. Da, wo das Trommelfell vorkommt, liegt es entweder frei zu Tage, wie bei vielen Lacertiliern und den Cheloniern, oder es wird durch eine Klappe verdeckt oder ist schließlich mehr oder weniger in die Tiefe versenkt, wie bei manchen Lacertiliern, den Geckoniden, Anguiden, Scinciden und bei Hatteria. Hier kommt es also zur Bildung eines äußeren Gehörganges, der häufig bis auf ein ganz minimales Lumen reduziert wird (1898 VERSLUYS). In allen diesen Fällen stellt das Trommelfell, ebenso wie bei den Anuren, einen mehr oder weniger modifizierten Teil der äußeren Haut dar, der manchmal, z. B. bei Hatteria, auf eine Bindegebsschicht reduziert erscheint.

Entwickelungsgeschichte der Ohrmuschel.

Schon bei den Reptilien (1892 SCHWALBE) treten in der Umgrenzung der 1. Schlundfalte kleine Höcker auf, welche teils dem Mandibular-, teils dem Hyoidbogen angehören. Sie erlangen jedoch keine größere Bedeutung und werden entweder zurückgebildet oder verschmelzen zu einem die äußere Oeffnung umgebenden Wulst. Aehnlich ist es bei den Vögeln (1877 MOLDENHAUER), unter denen sich nur bei den Eulen daraus eine häutige Klappe entwickelt. Auch bei manchen Säugetieren, z. B. den Monotremen, Cetaceen, Sirenen, Pinnipediern (mit Ausnahme von Otaria), manchen Edentaten und Insectivoren (Talpa und Scalops), verwachsen diese Auricularhöcker zu einem die äußere Ohröffnung umgebenden Ring (1898 SCHWALBE, 1893 KÜKENTHAL, 1893 BEAUREGARD). Bei allen übrigen Säugetieren und beim Menschen entwickelt sich jedoch aus diesen Auricularhöckern eine für die Schallaufnahme bestimmte Ohrmuschel. Am eingehendsten sind die einschlägigen Verhältnisse beim Menschen untersucht worden, und sie sollen deshalb auch als Grundlage unserer Darstellung dienen (1881, 1889 [und 1880—1885 A. L. III, 10] HIS; 1888, 1889, 1890, 1891, 1891*, 1893 GRADENIGO; 1889, 1889*, 1889†, 1891, 1898 SCHWALBE).

Die 1. Kiemenfurche erscheint schon frühzeitig von wulstigen Rändern umgeben. Aus ihnen differenzieren sich am Ende des 1. Monats 6 kleine Höcker heraus, die Auricularhöcker, Colliculi branchiales externi (cf. Fig. 141). Von ihnen gehören die 3 vorderen dem Mandibular-, die 3 hinteren dem Hyoidalbogen an (GRA-

DENIGO, SCHWALBE). Sie begrenzen den Meatus anditorius externus und lassen zwischen sich eine Grube, die Fossa angularis. Hinter den 3 hinteren Höckern wächst aus der Körperwand als selbständige Faltenbildung die freie Ohrfalte (SCHWALBE) hervor, aus welcher der größte Teil der Ohrmuschel hervorgeht.

Eine ähnliche Faltenbildung erscheint dann am dorsalen Ende der 1. Kiemenfurche, sie steht hinten mit der freien Ohrfalte in Verbindung, vorn bildet sie die vordere Begrenzung des 3. und 2. Höckers. Indem diese Falte mit der freien Ohrfalte und den beiden genannten Höckern verschmilzt, entsteht der ganze Zug der Helix, und zwar aus der ersteren plus dem 3. Höcker die Helix ascendens, aus der letzteren die Helix descendens. Da wo sich beide verbinden liegt im ausgebildeten Ohr die Satyrspitze,



Fig. 144a—c. Ohrmuschel von einem 4-monatlichen, einem 6-monatlichen Embryo und einem Neugeborenen. *b* Scheitelspitze. *c* DARWIN'sche Spitze. *abcdg* freie Ohrfalte. *afge* Hügelregion. (Nach SCHWALBE 1898.)

die DARWIN'sche Spitze dagegen entwickelt sich ungefähr in der Mitte des Verlaufs der freien Ohrfalte. Das Crus helicis entsteht durch Verwachsung des 2. Höckers mit dem 3. gleichfalls unter Vermittelung jener vorderen Falte. Die sich gegenüberliegenden beiden ventralsten Höcker 1 und 6 werden zum Tragus und Antitragus, während der 4. den Anthelix und der 5. die beim Menschen nicht ausgebildete Crista anthelicis inferior liefert. Der Lobulus entwickelt sich erst relativ spät als eine Verdickung des unteren Endes der freien Ohrfalte (SCHWALBE).

Wenn sich einmal die eben genannten Teile miteinander vereinigt haben, so beginnt der Helix sich von der Kopfwand abzuheben, es sind dann im 6. Monat schon alle Teile gut entwickelt, und das Ohr läßt an dem hinteren Rande der Helix 3 Winkel erkennen (siehe Fig. 144), die Satyrspitze, die DARWIN'sche Spitze und einen dem unteren Ende der freien Ohrfalte entsprechenden Winkel. Während es nun bei den Säugetieren zu einer mehr oder weniger mächtigen Entfaltung der freien Ohrfalte kommt, erfährt sie beim Menschen eine starke Reduktion und rollt sich an ihrem freien Rande ein.

Die Knorpel der Ohrmuschel erscheinen zuerst am Anfang des 3. Monats beim menschlichen Embryo, und zwar im oberen Teil der freien Ohrfalte (1898 SCHWALBE). Beim 20 mm langen Embryo stellt nach MÜNCH (1897) der Ohrknorpel eine einheitliche Platte dar, die durch den Isthmus in Muschel- und Gehörgangsknorpel geschieden ist. Auf dem ersteren, der ungefähr löffelförmig gestaltet ist, hebt

sich schon die Anthelix in Form zweier Leisten ab. Die Veränderungen, die nun in dieser einheitlichen Anlage auftreten, beruhen auf einem ungleichen Wachstum, einzelne Teile bleiben zurück, andere nehmen an Größe stark zu. So entstehen die beiden SANTORINI'schen Incisuren durch Schwund von Knorpelsubstanz. Wenn der Muschelknorpel das Epithel der freien Ohrfalte erreicht, bildet dasselbe gleichsam ein Hemmnis für seine weitere Ausdehnung und zwingt ihn, sich einzufalten. Für eine solche mechanische Auffassung der Ohrfaltung sprechen manche Thatsachen, so die Angaben von TATAROFF (1887),

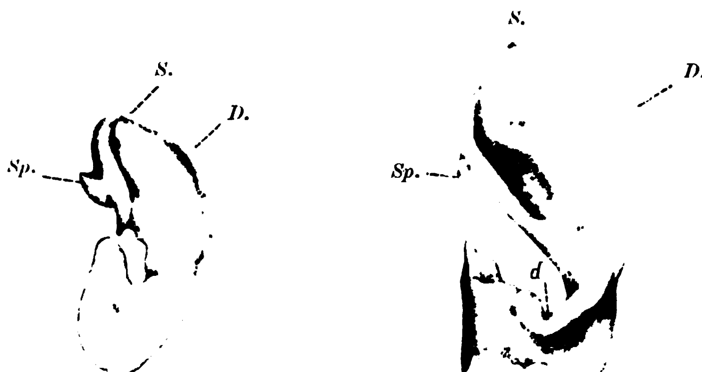


Fig. 145. Zwei Modelle vom linken Ohrknorpel zweier menschlichen Embryonen von 48 und 57 mm Scheitelsteißlänge (nach MÜNCH 1897). *S.* Ohrmuschel. *D.* DARWIN'sche Spitze. *Sp.* Spina helicis. *d.* Incisura intertragica.

daß beim Erwachsenen Fett und Haare überall da fehlen, wo die Haut, stark über den Knorpel gespannt ist, während beim Embryo die Haare gleichmäßig über die ganze Ohrmuschel verbreitet sind.

Beim Menschen bleibt der Ohrknorpel ein einheitliches Gebilde, bei den langohrigen Tieren bedingt die größere Entfaltung der freien Ohrfalte einen Zerfall des Knorpels in mehrere Stücke.

Die Muskeln des äußeren Ohres sind Abkömmlinge des Hyoidalbogens und sind phylogenetisch hervorgegangen aus dem Platysma (1886 und 1887 RUGE). Sie waren früher Kau- und ursprünglich Atemmuskeln.

Litteratur.

Albrecht, P. *Sur la valeur morphologique de la trompe d'Eustache et des dérivés de l'arc palatin, de l'arc hyoïdien et de l'arc mandibulaire des vertébrés. Bruxelles* **1884.**

***Alexander, G.** *Ueber Entwickelung und Bau der Pars inferior labyrinthi der höheren Säugetiere. Denkschr. Ak. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. Bd. LXX.* **1890.**

*— *Zur Entwickelung des Ductus endolymphaticus. Arch. Ohrenheilkde. Bd. LII.* **1901.**

Ayers, H. *On the origin of the internal ear and the functions of semicircular canals and cochlea. Milwaukee* **1890.**

— *Die Membrana tectoria — was sie ist, und die Membrana basilaris, was sie verrichtet. Anat. Anz. Bd. VI.* **1891.**

— *Vertebrate cephalogenesis. II. A contribution to the morphology of the vertebrate ear, with a reconsideration of its functions. Journ. Morph. Boston. Vol. VI.* **1892.**

*) Konnten nicht mehr für das Manuskript benutzt werden.

Baer, C. E. v. *Ueber die Kiemen und Kiemengefäße in den Embryonen der Wirbeltiere. Arch. Anat. u. Phys.* ***1827.***
— *Ueber die Kiemenspalten der Säugetierembryonen. Arch. Anat. und Phys.* ***1828.***
Baginsky, B. *Entwickelung der Gehörschnecke. Arch. mikr. Anat. Bd. XXVIII.* ***1886.***
— *Zur Entwickelung der Gehörschnecke. Allgem. med. Centralzeitung. Jahrg. LV.* ***1886.***
Beard, J. *On the segmental sense organs of the lateral line and the morphology of the vertebrate auditory organ. Zool. Anz. Bd. VII.* ***1884.***
Beauregard, H. *Recherches sur l'appareil auditif chez les mammifères. Journ. de l'anat. et phys. Par.* ***1893.***
Born, G. *Ueber die Derivate der embryonalen Schlundbogen und Schlundspalten. Arch. mikr. Anat. Bd. XX.* ***1883.***
Boettcher, A. *Bau und Entwickelung der Schnecke. Petersburger med. Zeitschr. Bd. XIV.* ***1868.***
— *Ueber Bau und Entwickelung des Gehörlabyrinths nach Untersuchungen an Säugetieren. Verh. d. Kais. Leop.-Carol. Akad. Bd. XXXV.* ***1869.***
Broman, J. *Ueber die Entwickelung der Gehörknöchelchen beim Menschen. Verh. Anat. Ges.* ***1898.***
— *Ueber die Entwickelung der Gehörknöchelchen beim Menschen. Anat. Hefte. Bd. XI.* ***1899.***
Bruch, C. *Untersuchungen über die Entwickelung der Gewebe bei den warmblütigen Tieren. Abh. Senckenberg. naturf. Ges. Bd. III und VI.* ***1863--67.***
Burdach, K. H. *De foetu humano adnotationes anatomicae. Lipsiae* ***1828.***
Cadiat. *Du développement des fentes et des arcs branchiaux chez l'embryon. Journ. de l'anat. et phys. Par.* ***1883.***
Claudius, M. *Bemerkungen über den Bau der häutigen Spiralleiste der Schnecke. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. VII.* ***1855.***
Corning, H. K. *Ueber einige Entwickelungsvorgänge am Kopf der Anuren. Morphol. Jahrb. Bd. XXVII.* ***1899.***
Coyne, P. *Anatomie et développement des parties molles de l'oreille interne. Paris* ***1876.***
Czinner und **Hammerschlag.** *Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Corti'schen Membran. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl.* ***1897.***
Deiters, O. *Untersuchungen über die Lamina spiralis membranacea. Bonn* ***1860.***
Denis, P.** *Recherches sur le développement de l'oreille interne chez les Mammifères. Arch de Biologie. Liège. T. XVIII.* ***1902.
Dohrn, A. *Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers, VII. Mitteil. zoolog. Station Neapel. Bd. VI.* ***1885.***
Dreyfuss, R. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Mittelohrs und des Trommelfells des Menschen und der Säugetiere. Morphol. Arb. Bd. II.* ***1893.***
Dupuis, A. *Die Corti'sche Membran. Anat. Hefte. Bd. III.* ***1898.***
Dursy, E. *Zur Entwickelungsgeschichte des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbeltiere. Tübingen* ***1869.***
Engel, J. *Entwickelung des Auges und des Gehörorgans. Wien* ***1853.***
Fraser, A. *On the development of the ossicula auditus in the higher mammalia. Philos. Trans. R. Soc. London. Vol. CLXXIII.* ***1882.***
Frommann, C. *De auris internae formatione. Inaug.-Diss. Jena* ***1854.***
Froriep, A. *Ueber Anlagen von Sinnesorganen am Facialis, Glossopharyngeus und Vagus. Arch. Anat. und Phys.* ***1885.***
Fürst, C. M. *Haarzellen und Flimmerzellen. Anat. Anz. Bd. XVII* ***1900.***
Gadow, H. *On the modifications of the first and second visceral arches. Philos. Trans. R. Soc. Lond. Vol. CLXX.* ***1888.***
Gaupp, E. *Beiträge zur Morphologie des Schädels. I. Primordialcranium von Rana fusca. Morphol. Arb. Bd. II.* ***1898.***
Gellé. *Du développement de l'oreille moyenne dans la série des vertébrés. Gazette des hopitaux.* ***1877.***
— *Gallertmasse der fötalen Paukenhöhle. Gazette médicale.* ***1879.***
— *Développement de la partie flaccide de la membrane du tympan. Travaux du laboratoire de physiol. de la Faculté de médec. de Paris.* ***1885.***
Gottstein, J. *Ueber den feineren Bau und die Entwickelung der Gehörschnecke des Menschen und der Säugetiere. Habilitationsschrift. Breslau* ***1871.***
Gradenigo, G. *Die embryonale Entwickelung des Mittelohrs: die morphologische Bedeutung der Gehörknöchelchen. Mitt. embryol. Inst. Wien. Heft IV.* ***1887;*** *auch in Medicinisch. Jahrb. N. F. Bd. II. Wien* ***1887.***
— *Die Formentwickelung der Ohrmuschel mit Rücksicht auf die Morphologie und Teratologie derselben. Centralbl. f. med. Wiss.* ***1888*** *und Arch. per le scienze mediche. Vol. XII.* ***1888.***

Gradenigo, G. *Die Entwickelung der Ohrmuschel beim Menschen und bei den Säugetieren. Zeitschr. f. Ohrenheilkde. Bd. XIX.* ***1889.***

Gray. *On the development of the retina and the labyrinth. Philos. Trans. R. Soc Lond.* ***1850.***

Gruber, J. *Zur Entwickelungsgeschichte des Hörorgans der Säugetiere und des Menschen. Monatsschr. f. Ohrenheilkde. Jahrg. XII.* ***1878.***

Günther, A. *Beobachtungen über die Entwickelung des Gehörorgans bei Menschen und höheren Säugetieren. Leipzig* ***1842.***

Hammerschlag, V. *Ueber Entstehung und Wachstum der Corti'schen Membran. Verh. d. physiol. Clubs. Wien. Jahrg.* ***1899/1900.***

Hardegger, J. *Das Faltungsgesetz der Ohrmuschel. St. Gallen.* ***1900.*** *Inaug.-Diss. Zürich.*

Hasse, C. *Beiträge zur Entwickelung der Gewebe der häutigen Vogelschnecke. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XVII.* ***1867.***

— *Die vergleichende Morphologie und Histologie des häutigen Gehörorgans der Wirbeltiere. Supplem. zu den Anatomischen Studien. Leipzig.* ***1873.***

Hellmann. *Die Entwickelung des Labyrinths bei Torpedo ocellata. Verh. deutsch. otolog. Ges. Bd. VII. Vers. Würzburg. Jena* ***1898.***

Hensen, V. *Zur Morphologie der Schnecke des Menschen und der Säugetiere. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XIII.* ***1863.***

— *Ueber Boettcher's Entwickelung und Bau des häutigen Labyrinths nach eigenen Untersuchungen. Arch. f. Ohrenheilkde. Bd. VI.* ***1870.***

— *Bemerkungen gegen die Cupula terminalis. Arch. Anat. und Phys.* ***1878.***

— *Nachtrag zu meinen Bemerkungen gegen die Cupula terminalis. Arch. Anat. und Phys.* ***1881.***

His, Wilh. *Mitteilungen zur Embryologie der Säugetiere und des Menschen. Arch. Anat. und Phys.* ***1881.***

— *Zur Anatomie des Ohrläppchens. Arch. Anat. und Phys.* ***1889.***

His, W. jun. *Zur Entwickelung des Acustico-facialisgebiets beim Menschen. Arch. Anat. und Phys. Suppl.* ***1889.***

Hoffmann, C. K. *Ueber die Beziehung der ersten Kiementasche zur Anlage der Tuba Eustachii und des Cavum tympani. Arch. mikr. Anat. Bd. XXIII.* ***1884.***

— *Over de Ontwikkelingsgeschiedenis van het Gehoororgan etc. Natuurk. Verh. der koningkl. Ac. Deel. 28. Amsterdam* ***1889.***

Hunt, D. *A comparative sketch of the early development of the ear and eye in the pig. Congr. internat. otolog. Soc. New York* ***1876.***

— *On the development of the external ear passages. Amer. Journ. of the medical Sciences. New Ser. Vol. LXXIII.* ***1877.***

Huschke, E. *Beiträge zur Physiologie und Naturgeschichte. Bd. I. Ueber die Sinne. Weimar* ***1824.***

— *Ueber die Kiemenbögen am Vogelembryo. Isis.* ***1826.***

— *Ueber die Kiemenbögen und Kiemengefäfse bei bebrüteten Hühnchen. Isis* ***1827.***

— *Ueber die erste Bildungsgeschichte des Auges und Ohres beim bebrüteten Küchlein. Isis.* ***1831.***

Jacoby, M. *Studien zur Entwickelungsgeschichte der Halsorgane der Säugetiere und des Menschen. Inaug.-Diss. Berlin.* ***1895.***

Jenny, R. *Die Entwickelung des Gehörorgans und das Hören. Bericht über die Thätigkeit der St. Gallischen naturwiss. Ges.* ***1891.***

Johnson und **Sheldon.** *Notes on the development of the newt. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XXIII.* ***1883.***

Kaensche, C. *Beiträge zur Kenntnis der Metamorphose des Ammocoetes branch. in Petromyzon. Inaug.-Diss. Breslau* ***1889.***

Kastschenko, N. *Das Schlundspaltensystem des Hühnchens. Arch. Anat. und Phys.* ***1887.***

— *Das Schicksal der embryonalen Schlundspalten bei Säugetieren. Arch. mikr. Anat. Bd. XXX.* ***1887.***

Keibel, H. *Ueber die Entwickelung des Labyrinthanhangs. Anat. Anz. Bd. XVI.* ***1899.***

Ketel, H. *Ueber das Gehörorgan der Cyclostomen. Anat. Studien von C. Hasse. Heft 3. Leipzig.* ***1872.***

Killian, G. *Die Ohrmuskeln des Krokodils nebst vorläufigen Bemerkungen über die Homologie des Musc. stapedius und des Stapes. Jenaische Zeitschr. Naturw. Bd. XXIV.* ***1890.***

— *Zur vergleichenden Anatomie und vergleichenden Entwickelungsgeschichte der Ohrmuskeln. Anat. Anz. Bd. V.* ***1890.***

— *Ueber die Ohrmuskeln. Tagebl. Vers. deutsch. Naturf. und Aerzte. Heidelberg* ***1889.***

Kölliker, A. *Der embryonale Schneckenkanal und seine Beziehungen zu den Teilen der fertigen Cochlea. Würzburg. naturwiss. Zeitschr. Bd. II.* ***1861.***

Krause, R. *Entwickelungsgeschichte der häutigen Bogengänge. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXV.* ***1890.***

— *Die Endigungsweise des Nerv. acusticus im Gehörorgan. Verh. Anat. Ges. Berlin.* ***1896.***

— *Die Entwickelung des Aquaeductus vestibuli s. Ductus endolymphaticus. Anat. Anz. Bd. XIX.* ***1901.***

Kükenthal, W. *Vergleichend-anatomische und entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen an Waltieren. Jena* ***1893.***

Kuhn, A. *Ueber das häutige Labyrinth der Reptilien. Arch. mikr. Anat. Bd. XX.* ***1881.***

Kupffer, C. v. *Studien zur vergleichenden Entwickelungsgeschichte des Kopfes der Kranioten. Heft 4. München* ***1900.***

Laudenbach, J. *De la ration entre le développement des canaux semicirculaires et la coordination des mouvements chez les oiseaux. Journ. physiol. et pathol. générale. T. I.* ***1899.***

Lee, F. S. *The functions of the ear and the lateral line in fishes. Amer. Journ. of Physiol. Vol. I.* ***1898.***

Leydig, F. *Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig* ***1852.***

Liessner, F. *Ein Beitrag zur Kenntnis der Kiemenspalten und ihrer Anlagen bei amnioten Wirbeltieren. Morphol. Jahrb. Bd. XIII.* ***1888.***

Löwenberg, B. *Etudes sur les membranes et les canaux du limaçon. Gazette hebdom. de médec. chirurg. Paris* ***1864.***

— *La lame spirale du limaçon de l'oreille de l'homme et des mammifères. Journ. de l'anat. et phys. Par. T. XV.* ***1868.***

Lucas. *Le pavillon de l'oreille. Thèse. Bordeaux.* ***1900.***

Luppino, A. *Contributo allo sviluppo della sfera esterna dell'organo uditivo nei mammiferi. Giorn. dell Associaz. Napol. dei med. e natural. Anno 8.*

Mall, F. B. *Entwickelung des Branchialbogen und -spalten des Hühnchens. Arch. Anat. und Phys.* ***1887.***

— *Development of Eustachian tube, middle ear, tympanic membrane and meatus of the chick. Studies from the biolog. Laboratory of John Hopkins Univ. Baltimore.* ***1888.***

de Meuron, P. *Recherches sur le développement du thymus et de la glande thyroide. Genève* ***1886.***

Middendorp. *Het vliezig slakkenhuis in zjim wordingen in den ontwikkelden toestand. Groningen* ***1867.*** *Autoreferat in Monatsschr. f. Ohrenheilkde.* ***1868.***

Mitrophanow, P. *Ueber die erste Anlage des Gehörorgans bei niederen Wirbeltieren. Biolog. Centralbl. Bd. X.* ***1890.***

Moldenhauer, W. *Zur Entwickelung des mittleren und äußeren Ohres. Morphol. Jahrb. Bd. III.* ***1877.***

Münch, J. *Ueber die Entwickelung der Knorpel des äußeren Ohres. Morphol. Arb. Bd. VII.* ***1897.***

Netto, F. *Die Entwickelung des Gehörorgans beim Axolotl. Inaug.-Diss. Berlin* ***1898.***

Noorden, C. v. *Die Entwickelung des Labyrinths bei Knochenfischen. Arch. Anat und Phys.* ***1883.***

Norris, H. W. *Studies on the development of the ear of Amblystoma. Journ. Morphol. Boston. Vol. VII.* ***1892.***

Nuel. *Recherches microscopiques sur l'anatomie du limaçon des mammifères. Bull. Acad. des sciences de Belgique. T. XLII. Bruxelles* ***1878.***

Owsjannikow, Ph. *Ueber das Gehörorgan von Petromyzon fluviatilis. Mém. de l'Acad. Imp. des sc. de St. Pétersbourg. Sér. VII. T. VIII.* ***1864.***

— *und* **Kowalewsky, A.** *Ueber das Centralnervensystem und Gehörorgan der Cephalopoden. Mém. de l'Acad. Imp. des sc. de St. Pétersbourg. Sér. VII. T. XI.* ***1868.***

Pappenheim, S. *Die specielle Gewebelehre des Gehörorgans nach Struktur, Entwickelung und Krankheit. Breslau* ***1840.***

Peter, K. *Der Schluß des Ohrgrübchens der Eidechse. Arch. f. Ohrenheilkde. Bd. LI.* ***1901.***

Piersol, G. A. *Ueber die Entwickelung der embryonalen Schlundspalten und ihre Derivate bei Säugetieren. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XLVII.* ***1888.***

Poli, C. *Sviluppo della vesicola uditiva nei vertebrati, studio morfologico. Genova* ***1896.***

— *Zur Entwickelung der Gehörblase bei den Wirbeltieren. Arch. mikr. Anat. Bd. XLVIII.* ***1897.***

Pritchard, U. *The development of the organ of Corti. Journ. Anat. and Phys. London. Vol. XIII.* ***1878.***

Quénu. *Des arches branchiaux chez l'homme. Thèse. Paris* ***1886.***

Rabl, C. *Ueber das Gebiet des Nerv. facialis. Anat. Anz. Bd. II.* ***1887.***

Rathke, H. *Kiemen bei Vögeln. Isis.* **1825.**
— *Kiemen bei Säugetieren. Isis.* **1825.**
— *Briefliche Mitteilung an K. E. von Baer über Kiemenspalten beim menschlichen Embryo. Arch. Anat. und Phys.* **1827.**
— *Geschichte des Embryos der Fische in Burdach's Physiologie. Bd. II. Leipzig* **1828.**
— *Ueber das Dasein von Kiemenandeutungen bei menschlichen Embryonen. Isis.* **1828.**
— *Anatomisch-physiologische Untersuchungen über den Kiemenapparat und das Zungenbein. Riga und Dorpat.* **1832.**
Rauber, A. und **Moldenhauer, W.** *Ist die Tuben-Paukenhöhle Produkt des Vorderdarms oder der Mundbucht. Arch. f. Ohrenheilkde. Bd. XIIII.* **1879.**
Reichert, B. *Ueber die Visceralbögen der Wirbeltiere. Arch. Anat. und Phys.* **1837.**
Reissner, E. *De auris internae formatione. Inaug.-Diss. Dorpat* **1851.**
— *Zur Kenntnis der Schnecke im Gehörorgan der Säugetiere und des Menschen. Arch. Anat. und Phys.* **1854.**
Retzius, G. *Studien über den Bau des Gehörlabyrinths. I. Abt. Das Gehörlabyrinth der Knochenfische. Stockholm.* **1872.**
— *Das Gehörorgan der Wirbeltiere. Stockholm* **1881/84.**
Rickenbacher, O. *Untersuchungen über die embryonale Membrana tectoria des Meerschweinchens. Anat. Hefte. Bd. XVI.* **1901.**
***Röthig** und **Brugsch.** *Die Entwickelung des Labyrinths beim Huhn. Arch. mikr. Anat. Bd. LIX.* **1902.**
Rosenberg, E. *Untersuchung über die Entwickelung des Can. cochlearis der Säugetiere. Inaug.-Diss. Dorpat.* **1868.**
Rüdinger, N. *Zur Entwickelung der häutigen Bogengänge des Ohres. Sitz.-Ber. math.-phys. Kl. Akad. Wiss. München. Bd. XVIII.* **1888.**
— *Zur Anatomie und Entwickelung des inneren Ohres. Monatsschr. f. Ohrenheilkde. Jahrg. XXII.* **1888.**
Rückert, J. *Vorläufige Mitteilungen zur Entwickelung der Visceralbogen bei Säugetieren. Sitz.-Ber. Ges. Morphol. und Physiol. München.* **1884.**
Ruge, C. *Ueber die Gesichtsmuskulatur der Halbaffen. Morphol. Jahrb. Bd. XI.* **1886.**
-- *Untersuchungen über die Gesichtsmuskulatur der Primaten.* **1887.**
— *Das Knorpelskelet des äufseren Ohres der Monotremen, ein Derivat des Hyoidbogens. Morphol. Jahrb. Bd. XXV.* **1897.**
Sarasin, P. und **J.** *Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon in den Jahren Anno* **1884—86.** *Bd. II. Heft 4. Wiesbaden* **1890.**
Schäffer, O. *Ueber die fötale Ohrentwickelung, die Häufigkeit fötaler Ohrformen bei Erwachsenen und die Erblichkeitsverhältnisse derselben. Arch. Anthropolog. Bd. XXI.* **1892.**
Schenk, S. *Untersuchungen über die erste Anlage des Gehörorgans der Batrachier. Sitz.-Ber. Ak. Wiss. Wien, math.-nat. Kl.* **1864.**
Schwalbe, G. *Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane. Erlangen* **1887.**
— *Das Darwin'sche Spitzohr beim menschlichen Embryo. Anat. Anz. Bd. IV.* **1889.**
— *Inwiefern ist die menschliche Ohrmuschel ein rudimentäres Organ. Arch. Anat. und Phys.* **1889.**
— *Ueber die vergleichende Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Ohrknorpels. Deutsche med. Wochenschr.* **1889.**
— *Ueber Auricularhöcker bei Reptilien. Anat. Anz. Bd. VI.* **1891.**
— *Das äufsere Ohr im Handbuch der Anatomie des Menschen herausg. von K. v. Bardeleben. Jena.* **1898.**
Scott, W. B. *Notes on the development of Petromyzon. Journ. Morphol. Boston. Vol. I.* **1887.**
Sidoriak, H. *Zur Entwickelung des endolymphatischen Apparats bei den Fischen. Anat. Anz. Bd. XV.* **1898.**
Siebenmann, F. *Die ersten Anlagen von Mittelohrraum und Gehörknöchelchen des menschlichen Embryos. Arch. Anat. und Phys.* **1894.**
— *Mittelohr und Labyrinth im Handbuch der Anatomie. Herausg. von K. v. Bardeleben. Jena.* **1898.**
Solger, B. *Ueber funktionelle und phylogenetische Beziehungen der Seitenorgane zum Gehörorgan der Wirbeltiere. Kosmos. Bd. I.* **1886.**
Spemann, H. *Ueber die erste Entwickelung der Tuba Eustachii und des Kopfskeletts von Rana temp. Zool. Jahrb. Bd. II.* **1898.**
Symington, J. *The external auditory meatus in the child. Journ. Anat. and Phys. London. Vol. XIX.* **1885.**
Swiecicki, v. *Zur ontogenetischen Bedeutung der kongenitalen Fissuren des Ohrläppchens. Arch. Anat. und Phys.* **1890.**
Tataroff, D. *Ueber die Muskeln der Ohrmuschel und einige Besonderheiten des Ohrknorpels. Arch. Anat. und Phys.* **1887.**

Thompson, D'Arcy, W. *On the auditory labyrinth of Orthagoriscus Mola L. Anat. Anz. Bd. III.* ***1888.***

Tuttle, A. H. *The relation of the external meatus, tympanum and Eustachian tube to first visceral cleft. Proceed. of. the Amer. Acad. of Arts and Sciences.* ***1883/84.***

Urbantschitsch, V. *Ein Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Paukenhöhle. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl.* ***1873.***

— *Ueber die erste Anlage des Mittelohres und des Trommelfells. Mitt. a. d. embryol. Inst. Wien. Bd. I. Heft 1.* ***1877.***

— *Das Lumen des äufseren Gehörgangs bei Embrgonen und Neugeborenen. Mitt. a. d. embryol. Inst. Wien. Bd. I. Heft 2.* ***1878.***

Van Bambeke, Ch. *Recherches sur le développement du Pelobate brun. Mém. de l'Acad. Roy. de Belgique des sciences. T. XXXIV.* ***1868.***

Van Bemmelen, J. F. *Die Visceraltaschen und Aortenbogen bei Reptilien und Vögeln. Zool. Anz. Bd. IX.* ***1886.***

— *Ueber die Entwickelung der Kiemtaschen und der Aortenbogen bei den Schildkröten untersucht an Embryonen von Chelonia viridis. Anat. Anz. Bd. VIII.* ***1893.***

Van Beneden, E. *Recherches sur l'oreille moyenne der Crocodiliens et ses communications multiples avec le pharynx. Arch. biol. T. III.* ***1882.***

Versluys, J. *Die mittlere und äufsere Ohrsphäre der Lacertilia und Rhynchocephalia. Zool. Jahrb. Bd. XII.* ***1898.***

Villy, F. *The development of the ear and the accessory organs in the common frog. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XXX.* ***1890.***

Weber, E. H. *De aure et auditu hominis et animalium. Lipsiae* ***1820.***

Wendt, H. *Ueber das Verhalten der Paukenhöhle beim Foetus und beim Neugeborenen. Arch. f. Heilkunde. Bd. XIV.* ***1873.***

Winiwarter, von. *Untersuchungen über die Gehörschnecke der Säugetiere. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl.* ***1870.***

Zuckerkandl, E. *Zur Entwickelung des äufseren Gehörgangs. Monatsschr. f. Ohrenheilkde.* ***1873.***

Siebentes Kapitel [1]).

Die Entwickelung des Auges der Wirbeltiere.

Von

August Froriep, Tübingen.

Einleitung.

Die Entwickelung des Auges nimmt innerhalb der Bildungsgeschichte der Sinnesorgane der Vertebraten eine Sonderstellung ein. Die von K. E. v. BAER (1828) beim Hühnchen entdeckte Entstehung des Sehorgans als hohle Hervortreibung des Vorderhirnbläschens, diese, wie L. KESSLER (1877) schreibt, „interessanteste Thatsache, die über die Entwickelung des Auges überhaupt ermittelt werden konnte", hat in der That nicht ihresgleichen. Alle anderen Sinnesorgane entstehen durch Differenzierung der embryonalen Epidermis, d. h. desjenigen Teiles des Ektoderms, der nach Absonderung des Medullarrohres übrig bleibt, und sie treten mit den Produkten des letzteren, den Centralorganen des Nervensystems, erst sekundär in Verbindung. Hier dagegen schnürt sich ein Teil der Wand des Medullarrohres selbst von diesem ab und wird zur Retina, dem lichtrecipierenden Endorgan, welches demnach nicht direkt, sondern indirekt vom Ektoderm abstammt und bei dessen Entstehung die Epidermis völlig unbeteiligt bleibt.

Was aber nicht minder merkwürdig: an der Stelle, wo jenes centrale oder encephalogene Sinnesorgan an die Peripherie tritt, da produziert die Epidermis einen Hilfsapparat, der zwar bei seinem Auftreten einige Aehnlichkeit mit der Anlage peripherischer oder epidermogener Sinnesorgane darbietet, jedoch niemals nervöse Funktionen gewinnt, sondern in eigentümlicher Weise sich zu einem dioptrischen Instrument, der Krystalllinse, ausgestaltet.

Wenn man bedenkt, daß zu diesen, zwar beides ektodermalen, aber doch sehr differenten Bildungen, Retina und Linse, nun weiter noch allerlei Produkte des Mesoderms, vor allem die Augenmuskeln hinzukommen, welch letztere allem Anscheine nach ursprünglich in anderen Beziehungen entstanden und erst sekundär in den Dienst des Lichtreceptionsapparates [2]) getreten sind, so wird man BALFOUR

1) Die in diesem Kapitel wiedergegebenen Photogramme wurden von Dr. FR. W. MÜLLER mit den Apparaten der Tübinger Anatomie aufgenommen.

2) Statt der bisher gebräuchlichen Ausdrücke „percipieren" und „Perceptionsorgane oder -apparate" schreibe ich „recipieren" etc. im Anschluß an BEER, BETHE und v. UEXKÜLL (1899, p. 278).

(A. L. II, 1881) recht geben, der das Auge der Wirbeltiere „unzweifelhaft das komplizierteste Organ dieser Tiergruppe“ nennt.

Und im Hinblick auf diese hohe Komplikation im Bau des Sehorgans wird man auch Gegenbaur's (1898) Erstaunen darüber teilen, daß „in der ganzen Reihe der Wirbeltiere keine niederen Zustände desselben erkennbar“ sind. Von den Cyclostomen angefangen, deren Augen hauptsächlich infolge von Rückbildung einige Abweichungen darbieten, zeigt in der Reihe der Cranioten kein anderes Organ eine solche Gleichförmigkeit der wesentlichen Organisationsverhältnisse. Fertig, wie Athene aus dem Haupte des Zeus, tritt das Vertebratenauge in die Erscheinung, und zwar erweist sich wie die vergleichende Anatomie, auch die Embryologie diesem Organe gegenüber machtlos. Mögen wir Selachier oder Säugetiere, Amphibien oder Reptilien und Vögel untersuchen, wir finden wohl Verschiedenheiten im einzelnen, aber im großen und ganzen sind die eigentlich morphogenetischen Vorgänge in allen Klassen die gleichen, und sie sind geradezu verblüffend durch die Raschheit und Sicherheit, mit der höchst komplizierte und zugleich sehr zweckmäßige Endstadien erreicht werden durch Anfangs- und Zwischenstadien hindurch, für deren Zustandekommen phylogenetisch verständliche Motive fehlen oder wenigstens sich nicht mit irgend einem Grad von Sicherheit nachweisen lassen.

Und ebenso unsicher sind bisher die Resultate der Vergleichung des Wirbeltierauges mit Augen Wirbelloser. Zwar fehlt es hier nicht an Anknüpfungspunkten auf beiden Seiten, aber die trennende Kluft ist so weit, daß die mannigfachen Versuche, die Brücke zu schlagen, einen festen Halt noch nicht gewonnen haben. Die Hypothesen von Ray Lankester (1880), Balfour (A. L. II, 1881), Anton Dohrn (1885), J. v. Kennel (1891) und Th. Boveri (1904) haben das Problem von verschiedenen Seiten gefaßt und zu durchdringen gesucht, die Fragestellung auch wesentlich geklärt. Aber so geistreich die vorgetragenen Kombinationen auch sind, die fundamentale Schwierigkeit vermögen sie nicht zu beseitigen, die meines Erachtens nicht nur in der Umkehr der Receptionsrichtung, sondern besonders auch in der Tatsache beruht, daß der Ektodermbezirk, aus dem die Retina der Wirbeltiere entsteht, schon vor seiner Absonderung gewisse, für das nervöse Centralorgan charakteristische Wachstums- und Differenzierungsvorgänge des Epithels durchmacht, die Retina demnach nicht etwa bloß ein Abkömmling der Medullarplatte, sondern im vollen Sinne des Wortes ein Teil des Gehirns ist.

Augen der Wirbellosen.

Unter den Augen der Wirbellosen [1]) sind sowohl anatomisch und physiologisch, wie auch hinsichtlich ihrer Entwickelung diejenigen der Arthropoden und der Mollusken am besten bekannt.

1) Wir beschränken den Begriff Augen auf die Bildaugen, d. h. die Sehorgane mit Bildreception (Hesse 1902, p. 639) oder Idirorgane (Beer 1901, p. 9) und lassen demnach die im Bereich der Wirbellosen so mannigfach vertretenen Sehorgane ohne Bildreception (Hesse), Photirorgane (Beer) ganz außer Betracht. Es handelt sich ja hier nur darum, die morphologisch bedeutsame Sonderstellung des Vertebratenauges gegenüber den physiologisch teilweise so ähnlichen Formen von Sehorganen Wirbelloser zu veranschaulichen, was durch Heranziehung der Entwickelungsgeschichte einiger Ocellen (Simpelaugen, Beer) und einfacher Blasenaugen (Cameraaugen, Beer) wohl in ausreichender Weise geschehen kann.

Fig. 146 giebt die **Entwickelung der einfachen Augen (Ocellen) einer Insektenlarve** nach W. PATTEN wieder.

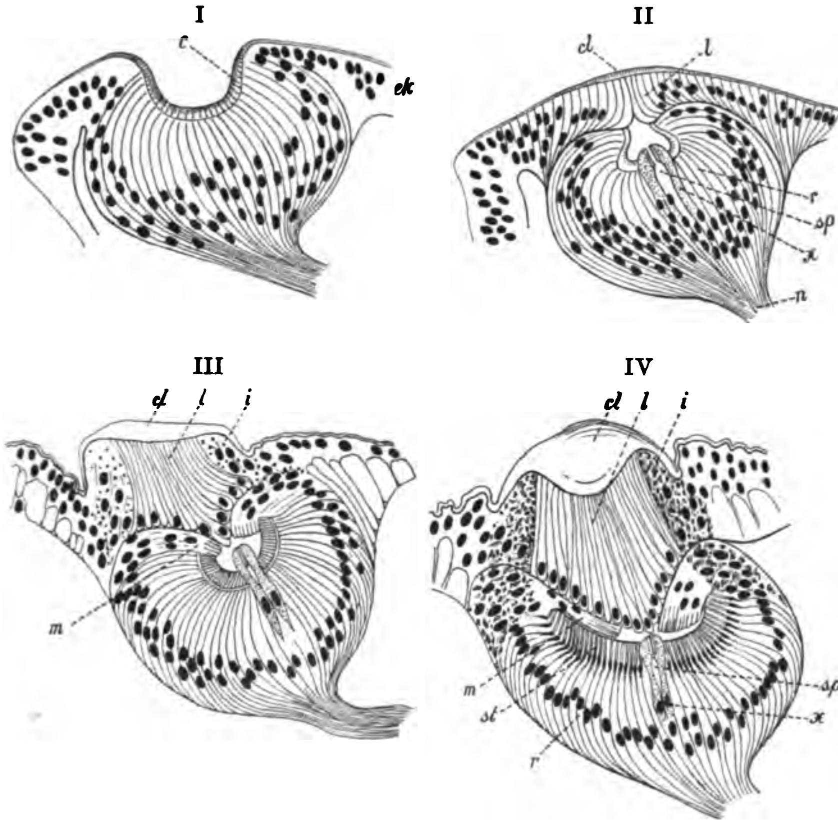


Fig. 146 I—IV. Vier Entwickelungsstadien eines Ocellus der Aciliuslarve. Nach W. PATTEN (1889). Vergr. ca. 400:1. *c* cuticularer Stäbchensaum. *cl* Chitinlinse. *ek* Epidermis. *i* pigmentierte Epidermiszellen (sog. Iris). *l* linsenbildende Epidermiszellen. *m* invertierte Wand des Augenbechers, Mittelschicht. *n* Sehnerv. *r* Retina, Sehzellen. *sp* Vertikalspalt der Retina. *st* Stäbchen der Sehzellen. *x* Zellen, welche den Vertikalspalt begrenzen.

Dieselben entstehen durch Verdickung und grubenförmige Einsenkung eines kreisrunden Feldes der Oberhaut. Die Epidermiszellen wachsen am Grund der Grube stark in die Länge und nehmen Spindelgestalt an (I), so daß sie im ganzen einen zwiebelförmig verdickten Kelch darstellen, dessen Höhlung von einem cuticularen Stäbchensaum (*c*), den späteren Sehstäbchen (IV, *st*) ausgekleidet ist, während die basalen Enden der Zellen in die Fasern des Sehnerven (*n*) übergehen. Indem nun in der Folge diese zwiebelförmig verdickte Einsenkung, die zur Retina (*r*) wird, sich von der Epidermis ganz abtrennt, schließt sich die letztere über ihr und verdickt sich durch Verlängerung ihrer Zellen von neuem (II). Diese zweite Epidermisverdickung (*l*) drängt abwärts (III) in die Höhlung des Augenkelches (wobei der letztere sich abflacht zur Ebnung des Augengrundes und Vertikalstellung der Stäbchen (IV), und seine Randzellen sich horizontal umlegen zur Bildung einer invertierten

Mittelschicht, *m*); aufwärts dagegen, nach der freien Oberfläche zu, liefert sie als cuticulare Abscheidung eine bikonvexe Chitinlinse (*cl*). Im Randgebiet (*i*) sowohl der linsenbildenden Epidermisverdickung (*l*, des sog. Glaskörpers), wie auch der Retina (*r*) tritt reichliches Pigment auf, wegen dessen diese Teile nun vergleichsweise als Iris und Ciliarkörper bezeichnet werden. Einige Zellen in der Mitte der Retina differenzieren sich in besonderer Weise und begrenzen den sogenannten Vertikalspalt (*sp*), der jedoch als eine specifische Eigentümlichkeit des Aciliusauges hier nicht in Betracht kommt.

Für uns ist der geschilderte Entwickelungsgang insofern von Interesse, als hier deutlich zwei Prozesse unterschieden werden können, die sich aber an derselben Stelle der Oberhaut nach einander abspielen, zuerst die blasenförmige Abschnürung der Retinalanlage, dann eine zweite Einsenkung der Epidermis zur Abscheidung der cuticularen Linse.

Ein derartiger, sozusagen zweiaktiger Entwickelungsmodus des Auges kommt in gleicher Deutlichkeit in anderen Kreisen der Wirbellosen nicht vor, nur bei den dibranchiaten Cephalopoden findet sich eine Andeutung davon, während im allgemeinen im Molluskenauge die Linse ein Produkt derselben ersten und einzigen Ektodermeinsenkung ist, welche auch die Retina liefert.

Die Figuren 147 I—V zeigen die Entwickelung des Auges einer **Nacktschnecke** nach MEISENHEIMER.

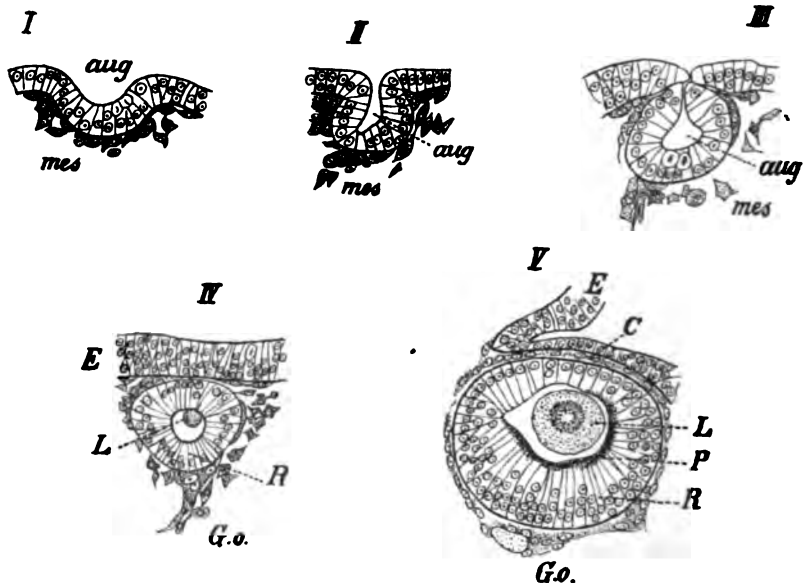


Fig. 147 I—V. Fünf Entwickelungsstadien des Auges von Limax maximus L. Nach J. MEISENHEIMER (1898). *aug* Augengrube. *C* Cornea. *E* Epidermis. *G.o* Ganglion opticum. *L* Linse. *mes* mesodermales Gewebe. *P* Pigment. *R* Retina, Sehzellen.

An der Basis des ersten Tentakelhöckers senkt sich das Ektoderm grubenförmig ein (I), die Grube vertieft sich zu einem birnförmigen Säckchen (II) und schnürt sich von dem Oberflächenepithel ganz ab (III).

Von den Wandzellen des so gebildeten Bläschens, das dicht unter der Epidermis liegen bleibt, wird nun eine stark lichtbrechende, mit Osmiumsäure sich schwarz färbende Substanz ausgeschieden, die in dem Lumen des Bläschens zuerst in mehreren verschieden großen Tropfen auftritt, dann zu einem einzigen, annähernd kugeligen Körper (*L*) sich vereinigt (IV). Die so gebildete Linse liegt der distalen, d. h. der Oberfläche zugekehrten Wand des Bläschens an, welche vorläufig noch den gleichen Durchmesser zeigt, wie die proximale. Mit der letzteren verbinden sich jetzt Ganglienzellen (*G.o*), die vom Cerebralganglion aus herangerückt sind und so das Ganglion opticum herstellen. Gleichzeitig wächst mesodermales Bindegewebe (*mes*) auch zwischen Bläschen und Ektoderm hinein zur Bildung einer Bindegewebslage (*C*), die später als Cornea bezeichnet wird. Beim weiteren Wachstum bilden sich die beiden Wandungen der Augenblase verschieden aus (V); die proximale (*R*, Retina) wird zu einem mehrschichtigen Cylinderepithel, in dessen dem Lumen zugekehrten Zellenenden sich Pigment (*P*) ablagert; die distale bleibt streng einschichtig, die Kerne rücken nach außen, und die Zellsubstanz hellt sich auf. Die Linse (*L*) vergrößert sich allmählich mehr und mehr und wird zu einem annähernd kugelförmigen, stark lichtbrechenden Körper, der, dem inneren Epithel der Cornea angelagert, den Binnenraum der Augenblase zu einem großen Teile ausfüllt; sie besitzt eine eigentümlich körnige, konzentrische Struktur im Innern, die schon frühzeitig auftrat.

Auch die Augen der **dibranchiaten Cephalopoden**, die höchstdifferenzierten im ganzen Bereiche der Wirbellosen, stehen gleichwohl hinsichtlich ihrer Entwickelung anderen Molluskenaugen sehr nahe, die Linse ist auch bei ihnen, wenigstens in der Hauptsache, ein Produkt der ersten Ektodermeinsenkung, d. h. der blasenförmigen Retinalanlage.

Die Figuren 148 I—V geben hiervon eine Anschauung nach den Abbildungen von Grenacher (IV und V) und Ray Lankester (I—III).

Die Augengrube (I) ist bei ihrem Auftreten im Vergleich zum Gastropodenauge (Fig. 147) auffallend breit und flach, ihr Boden zeigt ein beträchtlich dickeres Epithel als die Umgebung. Die Abschnürung erfolgt dadurch, daß die Ränder der Grube als dünne Epithelfalten sich erheben, einander zuneigen und schließen (Fig. 148 II). Die so entstehende erste Augenblase ist linsenförmig abgeplattet, ihre proximale Wand (*R*) von Anbeginn sehr viel mächtiger als die distale, durch die Vereinigung der Falten entstandene. Fig. 148 III zeigt diese erste Augenblase durch Wachstum ihrer Wandungen vergrößert, der proximalen Wand, die zur Retina wird, nähert sich ein Haufen von Ganglienzellen (*G.o.*), und neben der Augenblase ist die Verdickung des Ektoderms zu sehen, aus der sich später der sog. „weiße Körper", ein lymphoides, thymusähnliches Organ, entwickelt (*wK*).

Diese Augenblase ist jetzt (III) von mesodermalem Bindegewebe ganz umgeben und gleicht infolgedessen durchaus dem Gastropodenauge mit seiner primitiven Cornea. Am Rande der letzteren oder auf ihrer äußeren Fläche erhebt sich nun aber eine Ringfalte und bildet sozusagen eine zweite Augengrube (IV) an derselben Stelle, wo früher die erste entstanden war, dieser auch ähnlich, nur daß der Boden sich nicht verdickt.

Kölliker (1844) hatte angenommen, daß diese zweite Augengrube

die Linse liefere, und sie dementsprechend Linsengrube genannt. GRENACHER (1874) wies dagegen nach, daß die Abscheidung der Linse in der Hauptsache an der Innenfläche der distalen Wand der ersten Augenblase

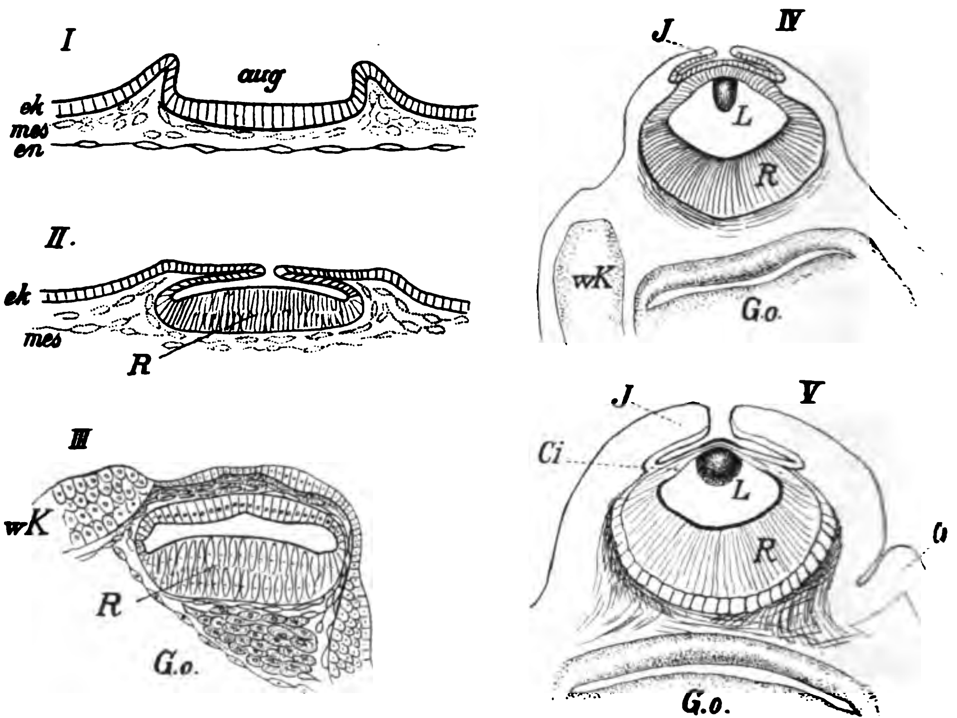


Fig. 148 I—V. Fünf Entwickelungsstadien des Auges eines dibranchiaten Cephalopoden. Fig. I—III nach E. RAY LANKESTER (1875); Fig. IV und V, schwächer vergrößert, nach H. GRENACHER (1874). *aug* Augengrube. *Ci* Ciliarkörper. *Co* erstes Auftreten der Cornealfalte. *ek* Ektoderm. *en* Entoderm. *G.o* Ganglion opticum. *J* Iris. *L* primäre Linse (hinteres Linsensegment). *mes* mesodermales Gewebe. *R* Retina, Sehzellen. *wK* Anlage des „weißen Körpers“.

erfolgt, als eine Cuticularbildung, welche zunächst als konischer Zapfen (IV, *L*) dem sie abscheidenden Epithel mit breiter Basis aufsitzt. Dieses primär, nach Art der Gastropodenlinse entstandene Gebilde wird später zum sog. „hinteren Linsensegment“, d. h. zur Hauptmasse der Linse. Das Wachstum erfolgt durch Auflagerung konzentrischer Schichten und nähert das Gebilde der Kugelgestalt (V, *L*), nur die der Matrix aufsitzende Fläche bleibt ein wenig abgeplattet. Dieser Defekt nun wird in der Folge ergänzt durch eine am Boden der zweiten Augengrube nach der freien Fläche zu entstehende Cuticularbildung, die sich als flache Calotte, sog. „vorderes Linsensegment“, vor die primäre Linse lagert.

Inzwischen hat sich das der primären oder Gastropodencornea entsprechende Bindegewebe des in III wiedergegebenen früheren Stadiums im Bereich der Linsenabscheidung zurückgebildet. Infolgedessen steht der Boden der zweiten Augengrube, soweit er zur Matrix des vorderen Linsensegmentes wird, in unmittelbarer Berührung mit der distalen Wand der ersten Augenblase, soweit diese als Matrix des hinteren Linsensegmentes fungiert

hat. Beide verschmelzen miteinander und bilden sich zu der dünnen Membran um, welche auch noch im ausgebildeten Auge vorderes und hinteres Linsensegment voneinander trennt und mit ihrem Rande in den sogenannten Ciliarkörper (Fig. 148 V, *Ci*; Fig. 149 C, *Co. ep.*) sich fortsetzt. Der letztere entspricht in seiner Lage den bei der Linsenbildung unbeteiligt gebliebenen Abschnitten einerseits der distalen Wand der ersten Augenblase, andererseits des Bodens der zweiten Augengrube. Zwischen diesen beiden ektodermalen Epithellagen bleibt in dem angegebenen Bereich das mesodermale Gewebe erhalten und liefert Stroma und Muskulatur des Ciliarkörpers.

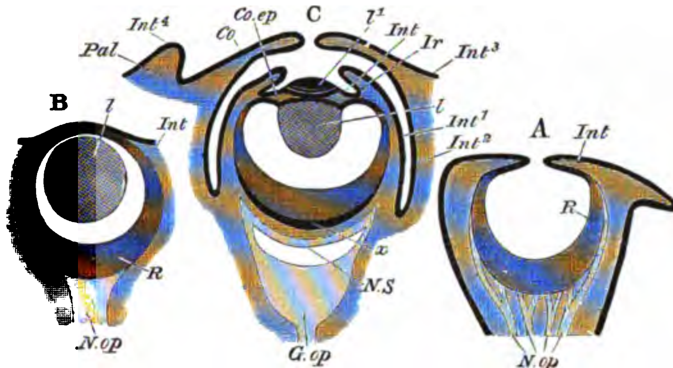


Fig. 149 A—C. Drei schematische Durchschnitte durch Molluskenaugen. Nach H. GRENACHER (1874), aus BALFOUR's Handbuch (1881).

A. Tetrabranchiater Cephalopode, Nautilus. *Int* Rand der offenen persistierenden Augengrube, sog. Iris. *N.op* Sehnerv. *R* Boden der Augengrube, Retina.

B. Gastropode, Limax. *Int* Integument am Rand der primären Cornea. *l* primäre Linse. *N.op* Sehnerv. *R* Retina.

C. Dibranchiater Cephalopode (oigopsid). *Co* Cornealfalte (sekundäre Cornea). *Co.ep* Ciliarkörper. *G.op* Ganglion opticum. *Int* Boden der zweiten Augengrube, vorderes Epithel des Ciliarkörpers. Int^1, Int^2 innere und äußere Wand der vorderen Augenkammer. Int^3 äußeres Integument der Cornealfalte. Int^4 Augenlidfalte. *l* primäre Linse, „hinteres Linsensegment“. l^1 sekundäre Linse, „vorderes Linsensegment“. *Ir* Iris. *N.S* Nervenschicht zwischen Retina und Gangl. opticum. *Pal* Anlage des Augenlides. *x* accessorische Schicht der Retina.

Es bleiben nun nur noch Iris, Cornea und Lider zu besprechen, drei Gebilde, deren Entstehung am Cephalopodenauge wie eine dreimalige Wiederholung desselben Vorganges erscheint.

Zur Iris wird die schon beschriebene Ringfalte der zweiten Augengrube (Fig. 148 IV, *J*), und so versteht es sich, daß die mesodermalen Anlagen für Bindegewebe und Muskulatur der Iris an ihrer Basis (Ciliarrand) mit den peripherischen Teilen des Ciliarkörpers kontinuierlich zusammenhängen. Indem nun weiterhin eine ähnliche Ringfalte des Integumentes (*Co*) sich bildet an oder wenig hinter dem Aequator, d. h. ungefähr entsprechend der Basis des prominierenden Teiles des Augapfels, und den letzteren umwächst, kommt die Cornea und Sclera, und durch einen ganz ähnlichen Vorgang später (Fig. 149 C, *Pal*) das Paar der Augenlider zustande. Die Aehnlichkeit der Bildung von Cornea und Lidern dokumentiert sich am deutlichsten dadurch, daß auch die Cornealfalten bei zahlreichen Gattungen (welche nach diesem Merkmal bekanntlich als

Oigopsiden oder Offenäugige zusammengefaßt werden) nicht zum Schluß gelangen, sondern auch im ausgewachsenen Tier, wie es in Fig. 149 C wiedergegeben ist, eine mehr oder weniger große Oeffnung begrenzen, durch die das Meerwasser, in die sog. vordere Augenkammer frei eintretend, Linse und Iris bespült.

Ueberblicken wir die geschilderten Entwickelungsvorgänge, so stellt sich, wie oben schon bemerkt wurde, das Molluskenauge, trotz der hohen Differenzierung, die es bei den Dibranchiaten gewinnt, doch als ein prinzipiell primitives dar und zeigt im ganzen Stamm einen einheitlich typischen Bau. Um so auffallender sind einige Ausnahmen, die bekannt geworden.

Die von C. Semper (1877) beschriebenen Augen am Rücken von **Onchidium**, einer schalenlosen Pulmonate der tropischen Meeresufer (Fig. 150), sind im ganzen sehr einfach gebaut, nur zeigen sie die merkwürdige Eigentümlichkeit, daß die Sehzellen verkehrt stehen, d. h. ihre Stäbchen, wie im Wirbeltierauge, nicht der Linse, sondern der Sclera zukehren, und der Sehnerv dementsprechend die Retina durchbrechen muß, um sich an deren Innenfläche als Nervenfaserschicht auszubreiten. Infolge dieser Anordnung muß hier, wie im Wirbeltierauge, ein blinder Fleck vorhanden sein, und derselbe ist auch, wie Semper angiebt, durch die Pupille hindurch im Augenhintergrund zu erkennen.

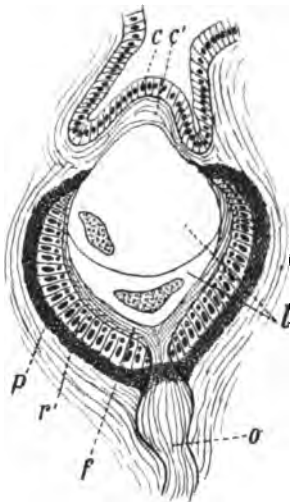


Fig. 150. Schematischer Durchschnitt durch ein Rückenauge von Onchidium. Nach C. Semper (1877). *c* und *c'* Epithel und Bindegewebe der Cornea. *l* Linse, bestehend aus sehr großen Zellen, die den Augenbecher ganz ausfüllen. *o* Sehnerv. *f*, *r*, *p* Nervenfaserschicht, Stäbchenzellen- und Pigmentschicht der Retina.

Eine andere Ausnahme in der Reihe der Molluskenaugen bilden die Mantelaugen der **Pilgermuschel**, deren Bau in Fig. 151 nach W. Patten wiedergegeben ist. Hier kommt zu der Umkehr der Sehzellen, die wie im Onchidiumauge ihre Stäbchen vom Lichte weg der Sclera zuwenden, noch die weitere Vertebratenähnlichkeit, daß die Retina nicht nur aus Sehzellen und Nervenfasern besteht, sondern auch eine relativ mächtige Lage von Ganglienzellen führt, die wie im Wirbeltierauge der Basalfläche des Sehepithels vorgelagert sind und wie dieses von den zu recipierenden Lichtstrahlen durchsetzt werden müssen. Bemerkenswert ist dabei das Verhalten des Sehnerven, der nicht wie bei Onchidium die Pigmentschicht durchbricht, sondern, in 2 Aeste geteilt, den Augenbecher umgreift und in dessen invertierte Wand vom Rande her einstrahlt.

Eine genauere Kenntnis der Entwickelung dieser beiden merkwürdigen Formen des Molluskenauges, insbesondere des Zustandekommens der invertierten Retina in dieser doch zweifellos an Ort und Stelle von der Epidermis abgeschnürten Augenblase, würde im Hin-

blick auf die entsprechende Schichtenfolge in der Vertebratenretina von besonderem Interesse sein, zur Zeit aber liegt hier wenig Sicheres vor.

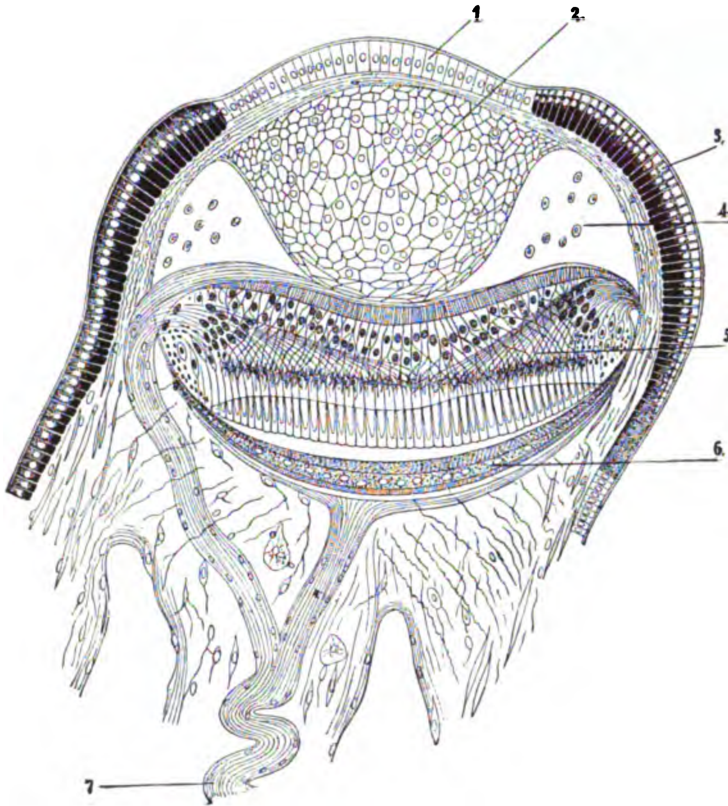


Fig. 151. Schnitt durch ein Mantelauge von Pecten. Nach W. PATTEN (1886), aus HATSCHEK's Lehrbuch. *1* Epithel der Cornea. *2* Linse (soll nach PATTEN vom Bindegewebe der Cornea gebildet werden). *3* pigmentierte Epidermis in der Umgebung der Cornea (begrenzt die Pupille). *4* Blutsinus in der Umgebung der Linse. *5* Retina, bestehend von vorn nach hinten aus: innere Faserschicht, Ganglienzellenschicht, äußere Faserschicht, Sehzellen und Stäbchen. *6* Pigmentepithel, vor welchem das Tapetum. *7* Sehnerv, in 2 Aesten den Augenbecher umgreifend.

Dasselbe gilt in Bezug auf das Auge der **Ascidienlarven** (*au* Fig. 152).

Dieses ist das einzige uns bekannte Auge, welches mit der Augenblase der Wirbeltiere verglichen, ihr wahrscheinlich homologisiert werden darf, ein reines Gehirnauge.

Die Sehzellen liegen in der Wand des Medullarrohres, sind integrierende Bestandteile desselben und kehren ihre Stäbchenenden (die durch die Pigmentmasse verhüllt sind) dem Lumen desselben zu. Auf der Pigmentmasse sitzt eine wahrscheinlich vom Sehepithel selbst ausgeschiedene cuticulare Linse mit aufgelagertem Meniskus und ragt in den Ventrikelraum frei vor; Lichtstrahlen, welche durch diese Linse den Sehzellen zugeführt werden sollen, müssen zuvor Körperbedeckung und Hirnwand, welche beide transparent sind, durchsetzen, so daß die

letztere zusammen mit dem Ventrikel, d. h. also die Wand der sog. „Sinnesblase“, gewissermaßen als Cornea und der von ihr eingeschlossene Hohlraum als vordere Augenkammer fungiert.

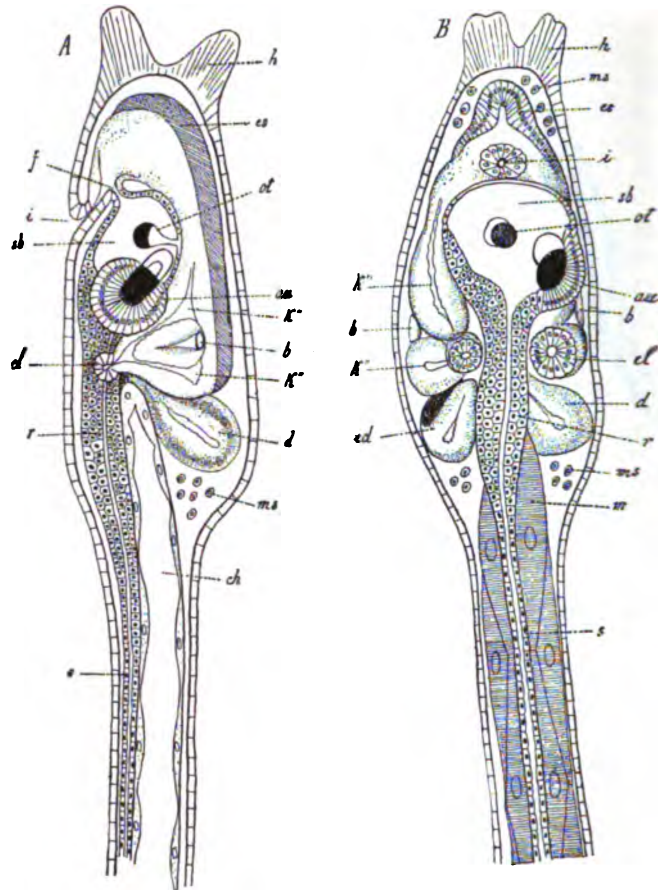


Fig. 152. Vorderer Körperabschnitt der frei schwimmenden Larve von Ascidia mammillata. Nach A. KOWALEWSKY (1871), aus KORSCHELT und HEIDER's Lehrbuch. A Seitenansicht, B Dorsalansicht. *au* Auge (Sehepithel, Pigmentmasse und Linse mit Meniskus). *ch* Chorda. *d* Darmkanal. *es* Endostyl. *f* Flimmergrube. *k*, *k'* Kiementaschen. *m* Schwanzmuskeln. *ms* Mesenchymzellen. *ot* Otholith. *r*, *s* Medullarrohr. *sb* Sinnesblase (Gehirnventrikel?).

So gefaßt, könnte die ganze Sinnesblase einem primären Epidermisauge, wie die Blasenaugen der Mollusken solche darstellen, verglichen werden; dem würde jedoch der sehr eigentümliche Befund im Wege stehen, daß diese Augenblase zugleich eine Gehörblase wäre, da an ihrer Wand, neben Linse und Retina, auch eine Crista acustica mit Otolith sich findet (C. KUPFFER 1872, p. 386—392). Man wird also daran festzuhalten haben, daß das Tunicatenauge ein spezifisch differenzierter Bezirk der Medullarwand, und daß vollkommene Transparenz der Körpergewebe die Vorbedingung seiner Funktionsfähigkeit ist.

Würde man sich nun vorstellen, daß ein derartiges Binnenauge des Gehirnrohrs sich ausgedehnt, als Blase hervorgedrängt und dann in sich selbst zurückgestülpt hätte, so würde der Augenbecher des embryonalen Vertebratenauges im Prinzip gegeben sein. Pigment und Linse (so müßte man sich vorstellen) wären im Laufe der supponierten Umgestaltungen verloren gegangen; dafür hätte das proximale Blatt der invertierten Augenblase die Rolle der Pigmentbildung übernommen, und eine Linse wäre dem Organ von seiten des gegenüberliegenden Epidermisbezirks neu geliefert worden.

Leider fehlt für diese Vorstellungsreihe die objektive Unterlage, oder ist wenigstens gar zu schmal, um ihr als wirkliche Grundlage dienen zu können. Dazu müßte die Ontogenese des Wirbeltierauges mit einem in der offenen Medullarplatte sich bildenden primären Auge beginnen, welches nach Schluß des Medullarrohres seine cuticulare Linse und primäre Pigmentmasse einbüßt, von der Medullarwand sich abschnürt und, der Epidermis angelagert, durch Inversion des lichtrecipierenden Augengrundes sich in den Augenbecher umgestaltet.

Von diesem Postulate ist allerdings ein Teil verwirklicht, aber freilich nur ein sehr kleiner: die Retina der Wirbeltiere beginnt ihre Entwickelung in der That als Augengrube auf der freien Körperoberfläche genau so, wie auch ein primäres Auge, ein Wirbellosenauge, hier beginnen müßte. Was sich aber dann als Auge abschnürt, ist kein primäres Auge, sondern weniger und mehr, nämlich, wie oben bereits betont wurde, ein integrierender Teil des nervösen Centralorgans.

Sehorgane des Amphioxus.

Obgleich Amphioxus eigentliche Augen, d. h. Bildaugen, Idirorgane (Beer), nicht besitzt, sondern nur Sehorgane ohne Bildreception (Hesse), Photirorgane (Beer), so dürfte es doch angezeigt sein, derselben hier Erwähnung zu thun, weil die von Boveri (1904, p. 409) kürzlich aufgestellte Hypothese über die Phylogenie des Wirbeltierauges von ihnen ihren Ausgang nimmt.

R. Hesse (1898, p. 361) hatte den Nachweis erbracht, daß die in der ventralen Wand des Neuralrohres von Amphioxus gelegenen Pigmentflecke Organe der Lichtreception sind, bestehend je aus 2 Zellen, einer becherförmigen Pigmentzelle und einer in deren Vertiefung eingelagerten Sehzelle mit Nervenfortsatz. Diese letzteren Zellen nun hält Boveri für homolog den Stäbchen- und Zapfenzellen im Craniotenauge, und schildert den Weg, wie phylogenetisch aus einer Gruppe solcher Sehzellen des Amphioxus die Retina entstanden sein könnte, an einer Reihe schematischer Figuren, die den in der Ontogenese des Craniotenauges einander folgenden Zuständen der Anlage ungefähr entsprechen.

Man hätte sich hiernach vorzustellen, daß zunächst einer der die Sehzellen enthaltenden segmentalen Bezirke des Amphioxusrückenmarkes durch Ausstülpung sich der Körperoberfläche näherte: Bildung der Augenblase; daß die beiden Wände dieser Augenblase sich differenzierten, in der distalen die Pigmentzellen schwanden, in der proximalen umgekehrt die Sehzellen: Sonderung von Retinal- und Pigmentblatt der Augenblase; daß weiterhin, zunächst zum Schutz, das Retinalblatt sich grubenförmig einsenkte, dabei die anliegende Epidermis mit in die Tiefe ziehend: Bildung des Augenbechers zugleich mit der Linsengrube, — eine Etappe, die im Grubenauge des Nautilus ein

Analogon besäße; und daß dann schließlich dieses Grubenauge sich geschlossen habe zum Blasenauge, in welchem das abgeschnürte Linsenbläschen sich zur Linse weiterbildete, und der Abstand zwischen Linse und Retina sich herstellte durch die auf einer partiellen Verödung der Retina beruhende Bildung des Glaskörpers.

Diese Boveri'sche Hypothese ist höchst anregend und wird vielleicht bei der weiteren Erforschung des Problems ihre Rolle spielen. Für jetzt drängen sich einige Bedenken dagegen auf, die hier nur kurz berührt werden sollen.

Zunächst ist für eine Homologisierung der beiderlei Sehzellen der Umstand störend, daß diejenigen von Amphioxus, besonders die bilateralen Gruppen, nicht epithelial, sondern von der Ventrikelfläche abgerückt, in scheinbar regelloser Orientierung in der Tiefe liegen. Anzunehmen, daß diese Ganglienzellen sich von neuem zu einem so typischen Oberflächenepithel zusammengeschlossen hätten, wie es das Retinalepithel in allen seinen Entwickelungsphasen ist, das macht doch Schwierigkeiten.

Wollte man sich aber auch mit der weiteren Annahme helfen, daß der in Amphioxus vorliegende Zustand ein rückgebildeter wäre, und wollte als gemeinsamen·Ausgangszustand ein ventrikulares Sehepithel voraussetzen, so würde sich weiterhin die Frage erheben: wie kommen diese Augenanlagen bei den Cranioten in das Gebiet des Vorderhirns, während sie bei Amphioxus gerade den Bereich der 2 bis 3 vordersten Ursegmente frei lassen, dagegen kaudalwärts nahezu über die ganze Länge des Neuralrohres verbreitet sind? Boveri erwähnt, daß hierin „die Möglichkeit zur Entstehung von Augenblasen überall gegeben“ sei, und berührt, wenn auch skeptisch, die Locy'sche Hypothese der accessorischen Augenblasen (siehe unten p. 153).

Ich meine, der Anfang des Craniotenauges, wie er im nächsten Abschnitt dieses Kapitels geschildert wird, als dorsalwärts offene Sehgrube in der flach ausgebreiteten Vorderhirnplatte, deutet doch mit Wahrscheinlichkeit darauf hin, daß bei Vorfahren des Wirbeltierstammes schon an der gleichen Stelle primäre Grubenaugen vorhanden waren, durch deren Umgestaltung die Augenblasen und weiterhin die invertierten Augenbecher entstanden sind. Wenn man aber diese so frühzeitige Lokalisierung des Sehorgans als gegeben annimmt, so wird man sich einen genetischen Zusammenhang dieser Vorderhirngrübchen mit den Rückenmarksaugen des Amphioxus nur schwer vorstellen können.

H. Joseph (1904, p. 23) steht der Boveri'schen Hypothese völlig ablehnend gegenüber. Seine Mitteilung bringt den Nachweis, daß die bekannten, aber bisher schwer verständlichen „dorsalen Zellen“ des Neuralrohres von Amphioxus, welche von Kupffer (1893, p. 75) als „dorsale Ganglienplatte“ bezeichnet worden waren, in ihrer feineren Struktur mit den Hesse'schen Sehzellen durchaus übereinstimmen, so daß man sie mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit für Sehzellen ohne Pigmentbecher wird halten dürfen. Dieselben sind in ihrer Lage auf den Bereich der 2—3 vordersten Ursegmente, also gerade auf das Gebiet beschränkt, in dem die Hesse'schen Sehorgane fehlen.

Gegen Boveri's Hypothese hebt Joseph vor allem den Umstand hervor, daß der bekannte Pigmentfleck am vordersten Ende des Neuralrohres von Amphioxus „seiner Lage nach mit viel größerem Rechte als ein Homologon des paarigen Wirbeltierauges angesehen“ werden

dürfe, und führt als Vertreter dieser Auffassung die gewichtigen Namen Wilhelm Müller, Haeckel und Hatschek an.

Das Wirbeltierauge.

I. Die Sehgrube (Foveola optica).

Im Hinblick auf die Vergleichung des Wirbeltierauges mit den Augen der Wirbellosen ist von besonderem Interesse die Thatsache, daß die Augenblase, d. h. die Anlage des Licht recipierenden Teiles im Auge, bei einer Anzahl darauf untersuchter Formen sich zu bilden beginnt an der freien Oberfläche des embryonalen Leibes, nämlich in der offenen Medullarplatte, als grubenförmige Einsenkung des Ektoderms, welche, nach Analogie der Riech- und Gehörgrube, als Sehgrube oder Augengrube zu bezeichnen sein würde.

Diese Thatsache ist an sich nicht neu, nur ist sie früher nicht beachtet worden. Denn schon bei Bischoff (A. L. I, 1842, Taf. XIII. 1845, Taf. VII) sind Embryonen von Kaninchen und Hund in Stadien von 6—12 Urwirbeln abgebildet, deren noch offene Medullarplatten im Vordergehirngebiet die durch die beginnende Augenblasenbildung bedingte Verbreiterung erkennen lassen. Die nebenstehend in Fig. 153 wiedergegebene Abbildung von Dursy (1869, Taf. II, Fig. 13) läßt in dem offenen Vorderhirnrohr des Hühnchens vom Anfang des 2. Brüttages ebenfalls die Sehgruben deutlich erkennen, es findet sich aber weder in der Tafelerklärung noch im Text eine darauf bezügliche Bemerkung. Kessler (1877, p. 1) bemerkt nur, daß das Medullarrohr schon vor dem vollständigen Schluß seines Kopfteiles eine Auftreibung seines Vorderendes zeige, welche ganz allmählich und unmerklich ihre Form dahin ändere, daß um die 30. bis 33. Brütstunde in ihr v. Baer's „erste Anfänge der Augen“ erkannt werden können. Balfour (A. L. II, 1881, p. 430) begnügt sich ebenfalls mit der kurzen Notiz: „Die Bil-



Fig. 153. Dorsalansicht eines Hühnerembryo vom Anfange des 2. Tages bei auffallendem Licht. Nach E. Dursy (1869).

dung des Auges beginnt mit dem Auftreten eines Paares hohler Auswüchse aus der vorderen Hirnblase, welche in vielen Fällen sogar noch vor dem Verschluß des Nervenrohres zum Vorschein kommen.“ Kölliker (A. L. II, 1879, p. 623) beginnt seine Darstellung der Entwickelung des Auges auch wieder mit der Beschreibung der primären Augenblasen als „seitliche Ausstülpungen des primitiven Vorderhirns“, er weist aber darauf hin, daß „bei den Säugern die primitive Augenblase zu einer Zeit sich anlegt, in der das Vorderhirn an der dorsalen Seite noch ganz offen ist“; bei den Vögeln sei zwar in diesem Stadium das Gehirn längst geschlossen (Ende des 2. Tages), der hierin hervortretende Unterschied

beruhe aber nur in dem bei Vögeln rascher ablaufenden Medullarschluß; beim Zurückgehen auf das Ende des ersten oder Anfang des zweiten Tages könne man „die seitlichen Ausbuchtungen des ganz offenen Vorderhirns schon als erste Spuren der Augenblasen“ ansprechen. Unter den neueren Lehrbüchern (Hertwig, Bonnet, Marshall, Minot, Schenk, O. Schultze, Kollmann, Nussbaum) gehen nur Minot (A. L. II, 1894, p. 221 u. 609) und Nussbaum (1900, p. 6) auf die Frage ein, indem sie an der Hand der von W. Heape (A. L. III[10], 1887) gegebenen Abbildungen der offenen Gehirnplatte von Maulwurfsembryonen darlegen, wie die Augenblasen, da sie zunächst im lateralen Gebiet dieser Platte entstehen, beim Schluß des Rohres dorsal zu liegen kommen.

Nächst Heape haben in neuerer Zeit mehrere Forscher den Sehgruben der offenen Medullarplatte eingehendere Aufmerksamkeit zugewendet, so Keibel (1889. A. L. II, 1897) für Säuger, Eycleshymer (1893. 1895) für Amphibien, Locy (1894. 1895) für Selachier.

Selachier.

Wie bei den Säugern, so bleibt auch bei Selachiern das Vorderhirngebiet der Medullarplatte verhältnismäßig lange offen ausgebreitet; hier sind die Sehgruben zuerst von Locy beobachtet worden. Fig. 154 zeigt die Dorsalansicht eines Acanthiasembryo (Balfour-Stad. D) mit breiter Gehirnplatte, und im vordersten Abschnitt der letzteren jederseits die Sehgrube als rundliche Vertiefung, getrennt durch einen medianen Längsstreifen, den Boden der primitiven Medullarfurche. Fig. 155, von einem ungefähr gleichaltrigen Torpedoembryo, erläutert die Strukturverhältnisse an der betreffenden Stelle; der Embryo ent-

Fig. 154.



Fig. 155.

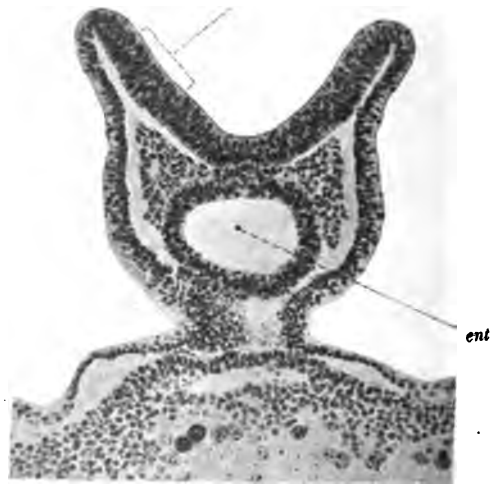


Fig. 154. Dorsalansicht eines Embryo von Acanthias vulgaris, 2,1 mm Körperlänge, Stadium D. Vergr. 20:1. Nach W. Locy (1895). *au* Sehgrube.

Fig. 155. Schnitt durch das ventralwärts umgebogene Kopfende eines Embryo von Torpedo ocellata, 2,1 mm Körperlänge, Stadium D. Vergr. 100:1. Präp. von A. Froriep. *au* Sehgrube. *ent* Vorderdarm.

sprach genau dem in diesem Handbuch, Bd. I, Abt. 2, p. 21 von KEIBEL gegebenen Bilde Fig. 6c; es ist ein Schnitt, der parallel zur Ebene der Keimscheibe verlaufend, den ventralwärts umgebogenen vordersten Teil der Gehirnplatte quer durchsetzt (Kopfmesoblast, Vorderdarm und Dotter sind schräg getroffen). Obschon hier noch wenig vertieft, ist die Sehgrube doch, besonders in der linken Hälfte des Bildes, deutlich erkennbar: sie liegt an der Stelle, wo die Gehirnplatte das Kopfmesoblast lateral- und dorsalwärts überragt, und tritt über dessen Rand hinweg mit der Epidermis in Berührung. An der Gehirnplatte sind in querer Richtung 4 Zonen zu unterscheiden, nämlich ein medianer Streifen, der Boden, der dem Chordaentoblast aufliegt, dann die ventrale Längszone (Grundplatte, HIS), die dem Kopfmesoblast anliegt, dann die dorsale Längszone (Flügelplatte, HIS), die an dieser Stelle eben die Sehgrube darstellt, und endlich ein Randstreifen, der, jetzt noch unbedeutend, demnächst stark wächst zur Verbreiterung der dorsalen Längszone oberhalb der Sehgrube, sowie zur Bildung der Decke und eventuell der Ganglienleiste. Die Abgrenzung der Sehgrube wird am Präparat erleichtert durch die (bei stärkerer Vergrößerung deutlicher als in der Fig. 155 erkennbare) Anordnung der oberflächlichen Zellen, welche in der Mitte der Sehgrube in ihrer gestreckten Form mit tiefstehendem Kern eine gewisse Differenzierung zeigen [1]).

Das Wachstum der Sehgruben geht rasch vorwärts, Hand in Hand mit der mächtigen Entfaltung des Vorderhirns überhaupt. Sobald sich die beiden Hälften der Gehirnplatte erheben und mit ihren lateralen Rändern dem Schluß zustreben, vertiefen sich die Sehgruben beträchtlich und bedingen an der frei werdenden Außenfläche des Vorderkopfes kugelige Vorwölbungen.

In Fig. 156, nach NEAL (1898, Taf. II), ist dieses Uebergangsstadium von D zu E sehr anschaulich wiedergegeben. Man blickt von rechts und oben auf die Gehirnplatte, deren Wände sich zum Schluß erhoben haben, während ihr Randstreifen noch lateralwärts umgelegt erscheint. Infolge der schrägen Ansicht hat man in die Sehgrube der linken Kopfhälfte noch den freien Einblick von der Dorsalseite her, die Sehgrube der rechten Hälfte dagegen ist nicht als solche sichtbar, sondern erscheint, entsprechend der Vorwölbung, die sie an der Außenfläche bedingt, hier in Gestalt einer sog. „primären Augenblase“.

Um weniges älter (in der in diesem Handbuch, Bd. I, Abt. 2, p. 21 von KEIBEL abgebildeten Reihe zwischen c und d zu denken) ist der Torpedoembryo, von dem in Fig. 157 ein Durchschnitt des Vorderkopfes gegeben ist. Das Medullarrohr dieses Embryo ist im

1) Die in Fig. 154 wiedergegebene Abbildung läßt auf der linken Hälfte der Gehirnplatte kaudalwärts von der Sehgrube eine zweite, der Sehgrube ähnliche rundliche Einsenkung erkennen, welche LOCY (1895, p. 556) als accessorische Sehgrube auffaßt. Bei sich anschließenden Stadien hat dieser Forscher dann eine ganze Reihe solcher, in derselben Längslinie und in ungefähr gleichen Abständen kaudalwärts sich folgender Einsenkungen beobachtet, die er als die Spuren im Laufe der Phylogenese verloren gegangener, multipler, segmentaler Augen deutet, welche, wie jetzt noch z. B. bei Hirudineen (C. O. WHITMAN, 1884), so dereinst bei annelidenartigen Vorfahren des Wirbeltierstammes existiert hätten und bei Squalidenembryonen noch transitorisch auftreten, um alsbald, wenn die Medullarplatte ihrem Schluß entgegengeht, zu verschwinden und anderen Differenzierungen der Medullarwand Platz zu machen. Da diese Frage in das Kapitel von der Formentwickelung der nervösen Centralorgane fällt, kann sie an dieser Stelle hier nicht weiter erörtert werden.

Bereich des Hinterhirns auf einer Strecke von 0,6 mm geschlossen und von der Epidermis getrennt. Der abgebildete Schnitt liegt vor dieser Gegend und trifft, entsprechend der Kopfkrümmung, den Medullar-

Fig. 156.



Fig. 157.



Fig. 156. Dorsolaterale Schrägansicht des Kopfteiles eines Embryo von Acanthias vulgaris von 10—11 Urwirbeln, Uebergangsstadium von D zu E. Nach Neal (1898). Vergr. ca. 32:1.

Fig. 157. Schnitt durch den Vorderkopf eines Embryo von Torpedo ocellata-Stadium E, 2,4 mm Körperlänge. Präp. von A. Froriep. Vergr. 100:1. *au* Sehgrube. *ek* Ektoderm. *med* Medullarplatte.

spalt zweimal, dorsal nahe vor dem bereits geschlossenen Abschnitt, ventral in dem Gebiete, das als vorderer Neuroporus noch lange offen bleibt. Infolge der Kopfkrümmung liegt der Schnitt im Bereich der Sehgrube nicht quer zur Achse der Medullarplatte wie der Schnitt der Fig. 155, sondern der Achse parallel, so daß wir in Fig. 157 die ganze Ausdehnung der Sehgrube in dieser Richtung vor uns haben; rostralwärts reicht sie bis hart an die laterale Lippe des Neuroporus.

Das Oberflächenepithel der Grube ist jetzt deutlicher als bei Fig. 155 differenziert durch Verlängerung der Zellen und Tieferrücken der Kerne; auch finden sich im Gebiet der Grube zahlreichere Mitosen als in der Umgebung. Die Dicke der Medullarwand ist hier und dort nicht merklich verschieden.

Im Bereich der Sehgrube findet sich im allgemeinen kein Mittelblattgewebe zwischen Medullarwand und Epidermis; nur ein ventralkaudaler Sektor des Grubenrandes ruht auf dem Mesoblast der Prämandibular- und Mandibularregion. Da nun das, was im Verhältnis zur freien Fläche der Medullarplatte als Rand der Sehgrube erscheint, im Verhältnis zur Außenfläche der Medullarwand als Abschnürungsrand der Augenblase sich darstellt, so ist auch für letztere in jener Beziehung zum Kopfmesoblast bereits ein Anhaltspunkt der Beurteilung gegeben, auf den wir weiter unten zurückkommen werden.

Amphibien.

Eine besondere Stellung nehmen die von Eycleshymer mitgeteilten Befunde an Amphibienembryomen ein durch den Nachweis der Pigmentierung im Epithel der Sehgrube. Denn die Sehgruben der Selachier und der Säuger, wenn sie auch gleich primitiven Augen-

gruben des Ektoderms an der freien Oberfläche des Embryo liegen, lassen doch keinerlei für Sehorgane specifische Differenzierung erkennen und könnten bei strenger Skepsis auch lediglich als die ersten Veränderungen der Gehirnwand bei der Bildung der definitiven Vertebratenaugen aufgefaßt werden.

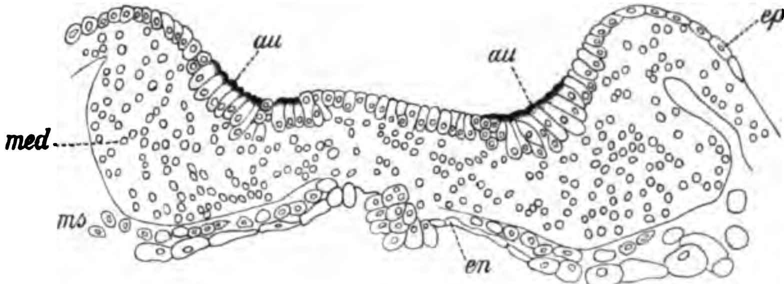


Fig. 158. Querschnitt durch den vordersten Teil der Medullarplatte eines Embryo von Rana palustris. Nach EYCLESHEYMER (1895). Vergr. 180:1. *au* Sehgrube. *en* Entoderm. *ep* Epidermis. *med* Medullarplatte. *ms* Mesoderm.

Anders verhält es sich hier. Fig. 158 giebt einen Querschnitt durch die Sehgruben oder „Sehfelder" (EYCLESHEYMER) der offenen Gehirnplatte von Rana palustris. Die Differenzierung des Oberflächenepithels der Sehgrube zeigt, wenn man nur die Form der Zellen ins Auge faßt, eine gewisse Uebereinstimmung mit den oben beschriebenen Befunden bei Torpedoembryonen, nur daß der Unterschied der großen cylindrischen oder birnförmigen Zellen von den Zellen der Umgebung augenfälliger ist. Ganz eigenartig aber verhält sich dieses Epithel dadurch, daß in den an der Oberfläche freiliegenden Zellenenden feinkörniges Pigment angehäuft ist, so reichlich, daß, nach der Angabe des Autors, diese „Sehfelder" schon bei der Betrachtung des unzerlegten Eies erkennbar sind als Pigmentflecken der Medullarplatte zu beiden Seiten der Mittellinie hart innerhalb des den Kopfteil dieser Platte umfassenden Medullarwulstes.

In späteren Stadien, mit dem Schluß des Gehirnrohres, rücken diese bilateralen Sehgruben nahe an die Medianebene heran, das Pigment zieht sich von der Oberfläche zurück, wandert zwischen den Zellen in die Tiefe und schwindet allmählich, und von dieser jetzt pigmentfrei gewordenen Bucht des engen Hirnrohres aus erfolgt nun erst die eigentliche Einsenkung der inneren und entsprechende Hervortreibung der äußeren Oberfläche der Gehirnwand zur Bildung der Augenblase.

Diese pigmentierten Sehgruben der Amphibienembryonen (außer bei Rana palustris hat EYCLESHEYMER sie auch bei Amblystoma nachgewiesen) dürfen wohl mit Recht gelten als das Rudiment primitiver Sehorgane nach dem Typus der Augen der Wirbellosen, für welche das in den lichtrecipierenden freien Enden der Retinazellen angehäufte Pigment eine charakteristische Eigentümlichkeit darstellt (vergl. oben Fig. 147 V. 152).

Säugetiere.

Wie oben erwähnt, war für Säugerembryonen das Auftreten der Sehgruben in der offenen Medullarplatte schon in der älteren Litteratur bekannt, ohne daß auf eine theoretische Verwertung dieser Tatsache

eingegangen worden wäre. Auch die neueren Forscher Heape (A. L. III 1°, 1887, p. 131) und Keibel (1889, p. 372; 1895, p. 89; A. L. II, 1897, p. 20, 76), welche die Erscheinung, ersterer für Talpa, letzterer für Cavia und Sus, etwas eingehender verfolgt haben, schildern dieselbe einfach als den Beginn der Abschnürung der Augenblasen, in welche man, infolge des langen Offenbleibens der Gehirnplatte, von der Ventrikelseite direkt hineinsehen könne.

Wenn man aber das in Fig. 159 abgebildete Modell von Keibel betrachtet, so kann man sich des Gedankens kaum erwehren, daß das lange Offenbleiben der Gehirnplatte mit dem Vorhandensein der Sehgruben in ursächlichem Zusammenhang stehe als Reminiscenz phylogenetisch längst entschwundener Vorfahrengestaltung. Denn wenn diese Sehgruben dereinst primäre Augen gewesen sind, so konnten sie nicht zweckmäßiger sitzen als auf diesem hohlspiegelartig dem Licht entgegengestellten Hirnteller, symmetrisch zur Mittellinie und konvergent!

Der in dem Modell dargestellte Embryo ist in diesem Handbuch, Bd. I, Abt. 2, p. 122, Fig. 53c vom Rücken her, in Fig. c_1 in Scheitelansicht abgebildet; die letztere Ansicht zeigt die symmetrische Stellung der Sehgruben. Der Entwickelungszustand des Embryo entspricht ungefähr dem Stadium E der Selachier (s. Fig. 157). Der Embryo hat 9—10 Urwirbel, der Schluß des Medullarrohres ist nur auf der Strecke vom Isthmus des Gehirns bis zur Höhe des 8. Urwirbels (mit einer Unterbrechung in Höhe des 2. Urwirbels) vollzogen, sonst ist dasselbe noch offen, die Gehörgruben sind eben kenntlich, die erste Visceraltasche ist angelegt, das Herz ein gestreckter blutleerer Schlauch, die ersten Blutanlagen zeigen sich auf dem Dottersack, das Ammion ist geschlossen, die entodermale Anlage der Allantois vorhanden.

Fig. 159 zeigt das Kopfende dieses Embryo in der Schrägansicht von vorn und links, man blickt daher in die rechtsseitige Sehgrube senkrecht hinein, die linksseitige erscheint in der Verkürzung. Da die Scheitelbildung schon ausgebildet ist, so ist die Achse der Vorderhirnplatte mit ihrem rostralen Ende ventralkaudalwärts gebogen, das rostrale Ende des Hirnbodens springt in dieser Richtung schnabelförmig vor. Die primitive Medianfurche verläuft im Bilde von oben nach unten, oben tritt sie aus dem bereits geschlossenen 4. Ventrikel hervor, in dessen Höhle man durch die Oeffnung am Isthmus (gleichsam einen provisorischen Neuroporus) im Bilde hineinblickt.



Fig 159. Rostrolaterale Ansicht des Kopfendes eines Schweinsembryo (Sus scrofa), 4,7 mm Körperlänge, 10 Urwirbel, 16 Tage. Modell von Keibel (1897). Vergr. ca. 25:1.

Fig. 160 (von einem ungefähr entsprechenden Meerschweinchenembryo) erläutert die Strukturverhältnisse im Gebiet der Sehgruben. Es ist ein auf der Vorderhirnplatte senkrechter Transversalschnitt, der, wenn wir ihn in das Bild der Fig. 159 übertragen, hier horizontal von links nach rechts verläuft, linkerseits den kaudalen (im Bilde oberen) Rand der Sehgrube streift, rechts dagegen voll durch dieselbe durchgeht. In der Mitte des Schnittbildes findet sich der Querschnitt

des Vorderdarmes mit ungesondertem Chordaentoblast, ventral anliegend das Ektoderm der Mundbucht, dorsal aufgelagert der mediane Streifen, der zum Boden des Gehirnrohres wird. An der Gehirnplatte sind, ebenso wie in dem Selachierembryo der Fig. 155, jedoch deutlicher abgesetzt, in querer Richtung 4 Zonen zu unterscheiden, nämlich, außer dem eben genannten Boden, die bereits dorsalwärts auf-

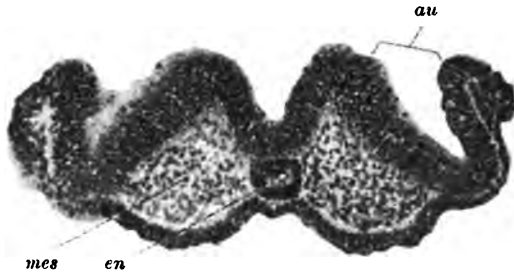


Fig. 160. Querschnitt durch den Vorderkopf eines Embryo von Cavia cobaya, 3,0 mm Körperlänge. Präp. von A. Froriep. Vergr. 100:1. *au* Sehgrube. *en* Vorderdarm. *mes* Mesoderm.

gerichtete ventrale Längszone, dann die dorsale Längszone, welche noch horizontal steht und an dieser Stelle die beträchtlich vertiefte Sehgrube darstellt, und endlich ein Randstreifen, der später mächtig wächst, um die hohe Wölbung der Seitenwand und Decke des Vorderhirns zu stande zu bringen.

Die Sehgruben zeigen relativ beträchtliche Dimensionen. Sie sind handschuhfingerförmig verjüngte Blindsäcke, deren Lichtung 0,16 mm tief ist und, am Zugang am weitesten, hier sowohl im transversalen, wie im rostrokaudalen Durchmesser 0,07—0,08 mm mißt. Der Fundus der Grube, der ventral-lateralwärts sich konvex vorwölbt und dementsprechend an der Seitenfläche des Vorderkopfes bereits eine kleine, rundliche Vorwölbung bedingt, steht in unmittelbarer Berührung mit der Basalfläche der Epidermis, hier findet sich (was auch Keibel für den Schweinsembryo der Fig. 159 angiebt) kein Mesoderm zwischen den beiden ektodermalen Blättern. Dagegen liegt die mediale oder (im Hinblick auf die lateral-dorsalwärts strebende Krümmung des Sehgrubenschlauches) ventrale Wand der Grube dem Kopfmesoderm auf. Da nun das Kopfmesoderm rostralwärts sich rasch verjüngt und bald aufhört, so ist rostral im ganzen Umfang der Sehgrube kein Mesoderm vorhanden, und die Berührung der Sehgrube mit solchem beschränkt sich demnach, genau so wie es oben für Selachierembryonen beschrieben wurde, auf einen ventral-kaudalen Sektor der konisch verjüngten Grubenwandung.

II. Die Augenblase (Vesicula optica) mit der Augenblasenhöhle (Ventriculus opticus) und dem Augenblasenstiel (Pediculus vesiculae opticae).

„*Primäre Augenblase*“ der Autoren.

Sobald die beiden Hälften der Medullarplatte des Vorderhirngebietes als Seitenwände des Medullarrohres dorsal vereinigt und infolgedessen die Sehgruben von der dorsalen (ventrikularen) Seite nicht

mehr zugänglich sind, werden die an der Außenfläche der Vorderhirnwand durch sie bedingten halbkugeligen Vorwölbungen um so deutlicher und erhalten nun den Namen der Augenblasen oder nach den Autoren der sog. „primären Augenblasen“.

Diese letztere Bezeichnung ist keine glückliche zu nennen, weil wir bei unserer heutigen Anschauungweise gewohnt sind, beim Gebrauch der Worte primär und sekundär die Annahme vorauszusetzen, daß durch so bezeichnete Entwickelungszustände entsprechende Perioden der Phylogenese des Organs wiederholt werden. Wenn aber irgend ein ontogenetisches Stadium des Wirbeltierauges das primäre Auge der wirbellosen Vorfahren repräsentiert, so sind es die Sehgruben, deren Oeffnungen für die aufzunehmenden Lichtstrahlen an der freien Dorsalfläche des Embryo liegen. Diese würden mit vollem Recht als primäre Augengruben bezeichnet werden dürfen, aber nur unter Bezugnahme auf die ventrikulare Oberfläche, die primäre Lichtreceptionsfläche; wenn sie sich von dieser abschnüren zu birnförmigen, gestielten Blasen, so liegt hierin kein primärer Zustand mehr vor, sondern die erste Phase in der Bildung des sekundären, invertierten Auges.

Für REMAK (A. L. I, 1850—1855), auf den die Bezeichnungen zurückzuführen sind [1]), hatten sie den phylogenetischen Sinn nicht. Er wollte durch dieselben nur der überraschenden Thatsache prägnanten Ausdruck geben [2]), daß die Augenblase nicht, wie ihr Entdecker K. E. v. BAER (A. L. I, 1828) es angenommen hatte, einfach zum Augapfel wird, daß sie vielmehr durch Einstülpung ihren Charakter als Blase („primitive Blase“) ganz einbüßt, und daß die bekannte Blasennatur des Augapfels erst auf einem Umweg durch die Vereinigung eines aus der Augenblase entstandenen Gebildes mit der Linsenblase von neuem hergestellt wird („sekundäre Blase“).

Das, was REMAK die sekundäre Augenblase nennt, ist also in Wirklichkeit nicht mehr die Augenblase, ja es ist überhaupt keine Blase, sondern ein Zwischenraum zwischen zwei Blasen [3]). Der Ausdruck faßt einen Komplex genetisch verschiedener Dinge in eins zusammen; dieses sind: 1) der aus der Augenblase entstandene doppelwandige Augenbecher; 2) die von der Epidermis abgeschnürte Linse; 3) der zwischen beiden eingeschlossene Raum, den früher oder später der Glaskörper ausfüllt.

---

1) REMAK schreibt jedoch nicht primär, sondern „primitiv“, was nicht völlig gleichbedeutend ist, da es nicht, wie primär, ein sekundär und tertiär postuliert, sondern nur den ursprünglichen Zustand bezeichnet. KÖLLIKER (A. L. II, 1861) hat es beibehalten; soviel ich sehe, braucht als erster HIS (A. L. III[a], 1868) den Ausdruck „primäre Augenblase“, der dann bei den Späteren sich als Terminus eingebürgert.

2) E. HUSCHKE hatte in seiner als 5. Band des SÖMMERRING’schen Handbuches erschienenen „Lehre von den Eingeweiden und Sinnesorganen“, 1844, p. 732 die Thatsache kurz mitgeteilt, „daß die spätere Netzhaut durch Einstülpung einer früheren Nervenhautblase entsteht, deren Höhle mit dem Seitenventrikel kommuniziert, später aber durch vollkommenes Aneinanderlegen der dadurch hervorgegangenen äußeren (hinteren) und inneren (vorderen) Platte samt der Kommunikationsröhre des hohlen Sehnerven verschwindet“. REMAK schreibt über jenen merkwürdigen Vorgang in der ersten, 1850 ausgegebenen Lieferung seines Hauptwerkes (1855) p. 34, „ . . . . . daß die vordere Wand der Augenblase sich an die hintere Wand dicht angelegt, und daß die Augenblase sich in einen doppelwandigen Napf umgewandelt hat, welcher die Linse aufnimmt. Dieser doppelwandige Napf gestaltet sich alsbald wieder zu einer offenen Blase, indem er sich bei seiner Erweiterung von der Linse entfernt.“

3) Vergl. die Anmerkung unten p. 185.

Bei dieser Sachlage können die in Rede stehenden Bezeichnungen nur verwirrend wirken. Ich halte ihre Beseitigung für eine in didaktischem Interesse unabweisliche Forderung und werde deshalb nicht mehr von primärer und sekundärer, sondern nur von einer Augenblase sprechen, da es nur eine giebt.

Sauropsiden.

Da die Vorgänge der Bildung und Umgestaltung der Augenblase ganz vorwiegend an Vogelembryonen (Gallus, Anas) studiert worden sind, erscheint es zweckmäßig, diese Klasse auch hier voranzustellen.

Bei Hühnerembryonen werden die Augenblasen deutlich in der ersten Hälfte des 2. Brüttages, d. h. in derjenigen Entwickelungsperiode, in welcher die Medullarwülste der Kopfregion sich zum Schluß aneinander legen, um früher oder später zu verwachsen. Es ist das 5. Stadium von HIS (A. L. III", 1868) und entspricht bei DUVAL (1889) den Figg. 77—90. Nach KEIBEL und ABRAHAM (A. L. II, 1900) treten die Augenblasen in der Regel gleichzeitig mit der Abgliederung des 6. Urwirbels auf, das ist: bei Embryonen von reichlich 3 mm Körperlänge, deren Medullarrohr auf einer Strecke von ungefähr 0,5 mm im Schluß begriffen ist (der in diesem Handb., Bd. I. Abt. 2, p. 98, Fig. 37c abgebildete Embryo ist nur wenig älter).

Fig. 161 zeigt den Querschnitt durch den von der Keimscheibe frei abgehobenen Teil des Kopfes eines Hühnchens aus dem Anfang des 2. Brüttages (vgl. DUVAL, 1889, Fig. 227, 253). Der Schnitt ist für uns dadurch besonders lehrreich, daß der in ihm vorliegende Entwickelungszustand unmittelbar anknüpft an die oben besprochenen Befunde der Sehgruben bei Selachiern und Säugern.

Fig. 161.



Fig. 162.

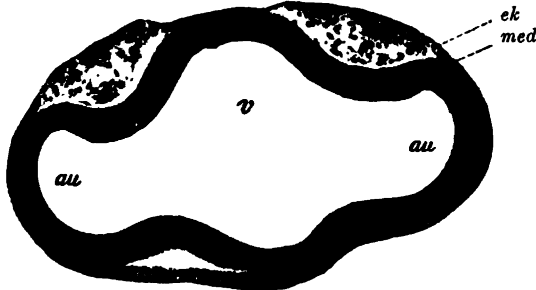


Fig. 161. Querschnitt durch den Vorderkopf eines Hühnerembryo (Gallus dom.) aus der ersten Hälfte des 2. Brüttages. Präp. von M. HEIDENHAIN. Vergr. 100:1.

Fig. 162. Querschnitt durch den Vorderkopf eines Hühnerembryo aus der Mitte des 2. Brüttages. Präp. von M. HEIDENHAIN. Vergr. 100:1. *au* Sehventrikel. *ek* Epidermis. *med* Wandung des Gehirnrohres. *v* Ventrikel des Vorderhirns.

Das Medullarrohr ist an der durch den Schnitt getroffenen Stelle zwar noch offen, aber seine Ränder haben sich erhoben und einander fast bis zur Berührung genähert. Dies bedingt den bedeutsamen Unterschied im Vergleich z. B. mit dem in Fig. 160 gegebenen Befund eines Säugerembryo, dessen Gehirnplatte im Gegenteil noch offen ausgebreitet daliegt. Eine andere, jedoch lediglich durch die Lage

des Schnittes bedingte Abweichung besteht darin, daß der in Fig. 161 vorliegende Schnitt vom Hühnchen vor das rostrale Ende des Kopfdarmes gefallen, von letzterem daher (im Gegensatz zu Fig. 160) nichts zu sehen ist, der Boden des Vorderhirns vielmehr in unmittelbarer Berührung steht mit dem Ektoderm der Mundbuchtfläche des Vorderkopfes.

Die Längszonen der Medullarplatte sind nun hier in Fig. 161 nicht minder deutlich zu unterscheiden wie oben in Fig. 160. Die ventralen Zonen (Grundplatten, His) sind in beiden Präparaten übereinstimmend schräg aufwärts gerichtet, die dorsalen Zonen (Flügelplatten, His) dagegen, d. h. in dieser Region die Sehgruben, zeigen hier und dort eine ganz verschiedene Stellung: sie sind bei dem in Fig. 161 wiedergegebenen Objekt gewissermaßen nach der Medianebene zusammengeklappt wie die Bügel einer Raubtierfalle, ihre Konkavität, die bei dem früheren Stadium (Fig. 160) fast rein dorsalwärts schaut, dem einfallenden Lichte geöffnet, ist nunmehr (Fig. 161) medialwärts gewendet und durch das Aneinanderlegen der Medullarränder von der Außenwelt gänzlich abgeschlossen.

Dies ist der fundamentale Vorgang, durch den die Sehgruben nun zu Augenblasen geworden sind. Indem die dorsale Naht sich schließt und das Medullarrohr sich von der Epidermis trennt, wird die Konkavität der Sehgrube zu einem Sehventrikel, dem Ventriculus opticus, einem integrierenden Teil des Cavum encephali; und dieser Blasenhöhle im Innern entspricht nun die Blasenwölbung an der Außenfläche, die gerade bei Vogelembryonen durch rasches Wachstum alsbald eine relativ mächtige Prominenz des Vorderkopfes bedingt.

In der That stellen die Augenblasen während der zweiten Hälfte des 2. Brüttages einen sehr beträchtlichen Teil des Gehirns dar.

Fig. 162 zeigt den Querschnitt durch den Vorderkopf eines Hühnchens aus der Mitte des 2. Tages; ein ähnliches Bild giebt Duval (1889), Fig. 272. Das Medullarrohr war im Kopfbezirk geschlossen bis auf den noch nachweisbaren vorderen Neuroporus. Die Ausweitung der Augenblasen tritt demnach sofort nach Schluß des Hirnrohres ein, denn in dem vorliegenden soeben geschlossenen Gehirn ist sie bereits recht bedeutend. Das Präparat zeigt einen einheitlichen Ventrikelraum, welcher nur durch sanfte Einziehungen jederseits seine Gliederung erkennen läßt in einen größeren mittleren (den

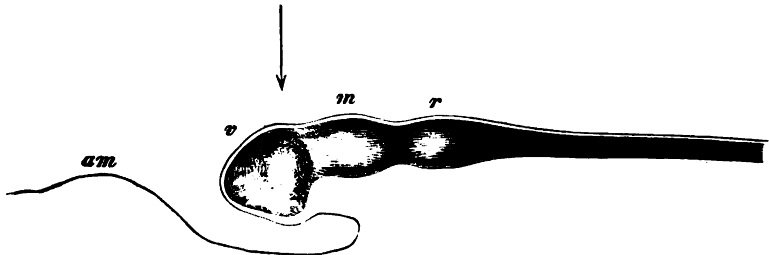


Fig. 163. Linksseitige Profilansicht des Gehirns von einem Hühnerembryo aus der Mitte des 2. Brüttages. Vergr. 36:1. *am* Andeutung der Kopffalte des Amnion. *m* Mittelhirn. *r* Rautenhirn. *v* Vorderhirn. Der Pfeil bezeichnet die Lage des in Fig. 162 abgebildeten Schnittes.

späteren 3. Ventrikel) und zwei kleine seitliche Räume (die Sehventrikel). Schon auf diesem frühen Stadium macht sich bemerkbar, daß diese die Augenblasen abgrenzende Einziehung der Gehirnwand auf der dorsalen Seite tiefer und breiter ist als auf der ventralen. Das ist um so auffallender, als es kurze Zeit vorher, in dem in Fig. 161 abgebildeten Embryo gerade umgekehrt war; vor dem Schluß des Vorderhirnrohres war die Sehgrube oder Augenblase als dorsale Längszone der Medullarwand nur ventral deutlich abgesetzt, dorsal schloß sich ohne scharfe Grenze ein kräftig proliferierender Randstreifen an. Die Veränderung erklärt sich einmal aus dem Umstand, daß dieser Randstreifen nach der dorsalen Nahtverschmelzung und Absonderung der Vorderhirnportion der Trigeminusganglienleiste, außerordentlich rasch und kräftig wächst; dadurch kommt das gewölbt vortretende Dach des Vorder- und späteren Zwischenhirns zu stande, das in den nur wenig älteren Embryonen der Figg. 164 und 166 so sehr in die Augen fällt. Sodann aber kommt noch ein anderes Moment in Betracht: die mit Schluß des Hirnrohres sofort eintretende und rasch zunehmende Achsenkrümmung desselben, die es bedingt, daß ein auf die Ebene der Keimscheibe senkrecht geführter Schnitt die Achse des Vorderhirns nicht mehr wie in den vorhergehenden Stadien rechtwinklig, sondern schräg trifft oder derselben gar parallel verläuft. Infolgedessen sind die Schnitte Fig. 162, 164, 166, obwohl am Embro genau so orientiert wie Fig. 161, doch im morphologischen Sinne mit diesem letzteren nicht identisch, sondern fallen im ventralen Gebiet weiter rostral-, im dorsalen weiter kaudalwärts, woraus sich der auffallende Unterschied in der Verteilung des mesodermalen Gewebes erklärt.

Fig. 163 kann zur Erläuterung dienen. Es ist die Profilansicht des Gehirns, in der eine unterbrochene Linie die Lage des in Fig. 162 abgebildeten Schnittes andeutet. Die Augenblase nimmt den größeren



Fig. 164. Querschnitt durch den Vorderkopf eines Hühnerembryo aus dem letzten Drittel des 2. Brüttages. Präp. von M. Heidenhain. Vergr. 100:1. *au* Hohlraum der Augenblase, Sehventrikel. *ek* Epidermis. *med* Wandung der Augenblase. *v* Ventrikel des Vorderhirns.

Teil der Seitenfläche des Vorderhirns ein; ihre Kontur ist dorsal- und kaudalwärts scharf, weil sie hier in freier Wölbung über das anschließende Mittelblattgewebe ein wenig übergreift, ventral- und rostralwärts geht sie in sanfter Biegung aus der Hirnwand hervor, hier ist überhaupt noch kein Mittelblattgewebe vorhanden. Diese Beziehung zum Mesoderm stimmt nun sehr wohl zu den oben p. 154 und 157 besprochenen Befunden bei jüngeren Stadien, wenn man sich klar macht, daß die Stellung der Augenblase zur Körperachse durch die Achsenkrümmung des Vorderhirns eine andere geworden ist. Der

ventral-kaudale Sektor der Sehgrubenwandung, den wir oben bei Embryonen mit flach ausgebreiteter Vorderhirnplatte dem Kopfmesoderm anliegend gefunden hatten, derselbe Sektor der Augenblase ist nunmehr infolge der in der Infundibularregion ventral- und kaudalwärts gerichteten Entfaltung des Vorderhirnbodens um annähernd 90° gedreht und zu einem kaudal-dorsalen Sektor geworden. An dem dorsalen Umfang der Augenblase, der in den früheren Stadien der kaudale war, muß der Schnitt demnach Mesoderm treffen, nicht aber an der ventralen Fläche, die früher die rostrale und als solche von Mittelblattgewebe von Haus aus frei war.

Die in Fig. 164 und 166 abgebildeten Schnitte stammen von Embryonen aus dem letzten Drittel und dem Ende des 2. Brüttages, d. h. aus dem 7. Stadium von His (A. L. III[9], 1868), entsprechend Duval (1889), Fig. 98—103; Keibel und Abraham (A. L. II, 1900), N.-T. Fig. 12 (s. dieses Handb., Bd. I, Abt. 2, p. 98, Fig. 37e). Diese beiden Schnitte zeigen das relative Zurückbleiben der Augenblasen bei der weiteren Größenzunahme des Vorderhirns: während dieselben in Fig. 162 einen wesentlichen Teil dieses Gehirnabschnittes darstellten, erscheinen sie in Fig. 166 nur noch als ein Anhang desselben. Und gleichzeitig vollzieht sich die Einengung des Halses der Augenblase zur Bildung des sogenannten Augenblasenstieles.

Fig. 164 steht in der Mitte zwischen Fig. 162 und 166 und zeigt besonders schön den Unterschied des basalen und des dorsalen Umfanges des Augenblasenstieles. Fig. 165 gehört zu diesem Schnittbild

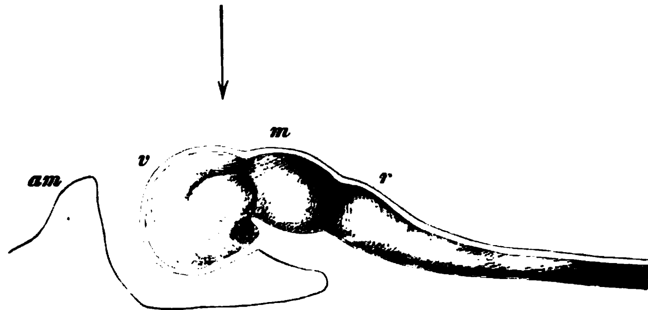


Fig. 165. Linksseitige Profilansicht des Gehirns von einem Hühnerembryo aus dem letzten Drittel des 2. Brüttages. Vergr. 40:1. *am* Kopfkappe des Amnion. *m* Mittelhirn. *r* Rautenhirn. *v* Vorderhirn. Der Pfeil bezeichnet die Lage des in Fig. 164 abgebildeten Schnittes.

als Erläuterung hinzu und zeigt die Lage des Schnittes. Bei der Vergleichung dieses Gehirns mit dem in Fig. 163 abgebildeten, welches ungefähr einen halben Tag jünger ist, fällt zweierlei auf. Erstens die stärkere Achsenkrümmung, die auch in der Form der Augenblase zum Ausdruck kommt, indem diese mit ihrem blinden Ende nicht mehr rein lateral- und dorsal-, sondern zugleich im Bogen kaudalwärts gerichtet ist, über das Vorderhirngebiet hinaus, neben dem Mittelhirn kaudalwärts ragend. Zweitens ist bemerkenswert das beträchtliche Wachstum des Vorderhirndaches und seine Vorwölbung in dorsaler, rostraler und ventraler Richtung; die Zugehörigkeit der Augenblase zur kaudalen Hälfte des Vorderhirns ist zwar noch klar ersichtlich, immerhin aber die nahe Beziehung zu dem rostralwärts vorwachsenden

Endhirn durch das der Achsenkrümmung entsprechende, gemeinsame Ventralwärtsrücken ebenfalls angedeutet.

Die Figg. 161—166 geben nun auch Aufschluß über das Zustandekommen der auf den ersten Blick befremdenden Erscheinung, daß die Augenblase, die doch bei ihrem Entstehen als Sehgrube und so auch noch in Fig. 161 im Beginn des 2. Brüttages eine entschieden dorsale Bildung ist, später, und zwar bereits im letzten Drittel des 2. Brüttages, wie schon in Fig. 164 und 165, scheinbar als Prominenz der ventralen Zone sich darstellt. Es ist dies nicht etwa eine Verschiebung der Augenblase selbst an der Hirnwand, sondern lediglich der Ausdruck einer Formveränderung des Gehirns, nämlich der ventralen Abplattung des Vorderhirns als wahrscheinliche Folge der ungeheuren Entfaltung des dorsal zwischen den Augenblasen entstehenden Vorderhirndaches.

Wenn man die Figg. 161, 162, 164 miteinander vergleicht, so ist diese Flachlegung des Vorderhirnbodens deutlich verfolgbar. Die ventrale Längszone (Grundplatte, His), die sich in Fig. 161 noch schräg lateral-dorsalwärts erhebt und in einer vorspringenden, durch

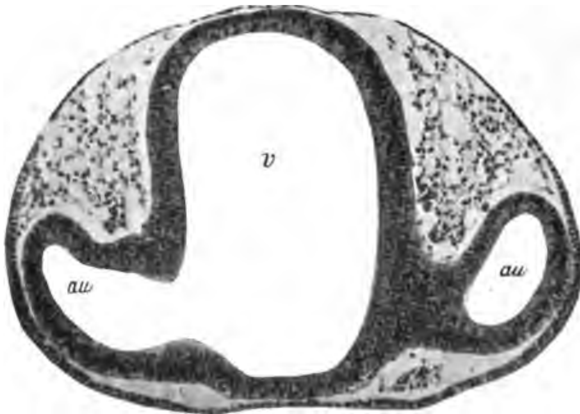


Fig. 166. Querschnitt durch den Vorderkopf eines Hühnerembryo aus dem letzten Drittel des 2. Brüttages. Präp. von M. Heidenhain. Vergr. 100:1. *au* Sehventrikel der Augenblase. *v* Ventrikel des Vorderhirns.

ein Sternchen bezeichneten Ecke gegen die zur Sehgrube oder Augenblase erweiterte dorsale Zone absetzt, ist schon in Fig. 162 und noch entschiedener in Fig. 164 horizontal gelegt und in querer Richtung gestreckt. Die früher erkennbare mediane Furche ist dadurch verstrichen, und man findet von einer Augenblase zur anderen sich hinüberstreckend eine einheitliche, relativ dünne Platte, die Anlage der Lamina terminalis, welche jedoch nur in dem rostralwärts sich anschließenden Gebiet als solche bestehen bleibt, während sie gerade in der Gegend der vorliegenden Schnitte später dem hier sich bildenden Chiasma opticum Platz macht.

Und damit berühren wir wiederum den Augenblasenstiel, dessen Gestaltung gerade in Fig. 164 zum ersten Mal deutlich wird, insbesondere hinsichtlich des verschiedenen Verhaltens einerseits seiner basalen, andererseits seiner kaudalen und dorsalen Wand.

An der basalen Fläche ist, streng genommen, ein Stiel überhaupt

nicht unterscheidbar, sondern nur ein Hals, d. h. von der durch Sternchen bezeichneten Längszonengrenze erhebt sich die ventrale Wand der Augenblase in gleichmäßiger Wölbung lateral-dorsalwärts, der Epidermis angeschmiegt, bis zu der Stelle, wo sie die letztere plötzlich in scharfer Biegung verläßt und zwischen diese beiden Epithellamellen Mesenchymzellen des Kopfmesoderms sich eindrängen.

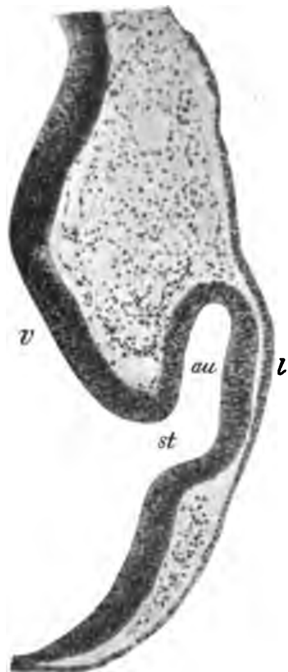


Fig. 167. Horizontalschnitt durch den Vorderkopf eines Hühnerembryo vom Ende des 2. Brüttages. Präp. von M. HEIDENHAIN. Vergr. 100:1. *au* Sehventrikel der Augenblase. *l* Linsenplatte des Ektoderms (oberer Rand). *st* Stiel der Augenblase. *v* Ventrikel des Vorderhirns.

Dies ist der Umschlagsrand, an dem später die Grenze des invertierten und des äußeren Blattes des Augenbechers gelegen ist, und wo sich auch jetzt schon eine Grenze im Bau der Augenblasenwand bemerkbar macht. Denn die einem Sinnesepithel ähnelnde Differenzierung, die wir oben (p. 153 und 154) im Grunde der Sehgrube gefunden hatten, erstreckt sich nur so weit in der Wand der Augenblase, wie diese der Epidermis anliegt (s. Fig. 166 links).

An der dorsalen und ebenso auch an der kaudalen (Fig. 167) Fläche ist die Beziehung der Augenblase zur Gehirnwand eine andere, hier kann in der Tat ein, wenn auch kurzer Augenblasenstiel unterschieden werden. Die gewölbte mediale Wand der Blase setzt sich hier in stumpfem Winkel ab gegen einen Teil der Wandung, der annähernd horizontal und gestreckt medialwärts zieht und hier in ungefähr rechtem Winkel in die Seitenwand des Vorderhirns umbiegt (Fig. 166 links).

Cyclostomen.

Die Augenblase ist bei **Petromyzonten** zuerst von WILH. MÜLLER (1874) zutreffend beschrieben worden, an Embryonen von Petromyzon fluviatilis. Das früheste von ihm beobachtete Stadium fand sich bei Embryonen, an welchen das Vorderende des Körpers 0,45 mm über das kugelig verdickte, umgebogene Hinterende vorragte, welche also ungefähr entsprachen der 6. Periode nach GOETTE (A. L. III[2], 1890), der 3. Periode nach KUPFFER (A. L. III[2], 1890), d. h. dem in diesem Handbuch Bd. I, Abt. 2, p. 10, Fig. 2e und Fig. 2n abgebildeten Stadium.

Eingehender hat KUPFFER (A. L. III[2], 1890) bei Petromyzon Planeri die Entwickelung verfolgt. Er fand, daß die Bildung der Augenblase hier relativ spät, mindestens 24 Stunden nach vollendeter Abschnürung des Hirns von dem Ektoderm, aber doch ganz zu Anfang der 3. Periode beginnt, also wahrscheinlich bereits in dem in diesem Handbuch Bd. I, Abt. 2, Fig. 2d und Fig. 2m abgebildeten Stadium.

Fig. 168 giebt einen Schnitt durch den Vorderkopf wieder, dessen Schnittrichtung durchaus entspricht derjenigen der in Fig. 162—165

abgebildeten Präparate vom Hühnchen, es ist ein Querschnitt durch den überragenden Kopfteil, der jedoch infolge der bereits vorhandenen Achsenkrümmung des Hirnrohres im morphologischen Sinne nicht transversal, sondern der Achse annähernd parallel (horizontal) verläuft. Die durch den Schnitt getroffenen Teile sind daher annähernd die gleichen in beiden Objekten, die Abweichung des Bildes ist aber trotzdem eine sehr auffallende. Dort in dem Vogelembryo geräumige Hirnhöhle und relativ dünne Wand; hier im Petromyzontenembryo enge Höhle und massige Hirnwand. Dort sehr große Augenblasen und diese durch eine breite basale Zone auseinandergerückt, so daß sie deutlich bilateral nach rechts und links schauen; hier sehr kleine Augenblasen und diese nur durch eine sehr schmale Basalzone getrennt, so daß der Anschein entsteht, als ob es sich um eine unpaare Anlage handle, die Duplicität nur darin angedeutet, daß in den lateralen Ausbuchtungen der Erweiterung beiderseits Mitosen auftreten, die am Boden fehlen.

Fig. 168.

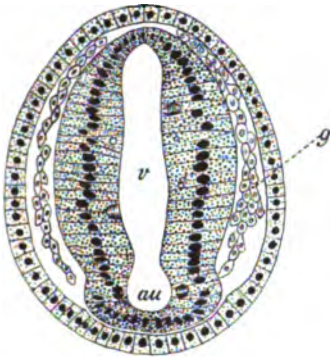


Fig. 169.

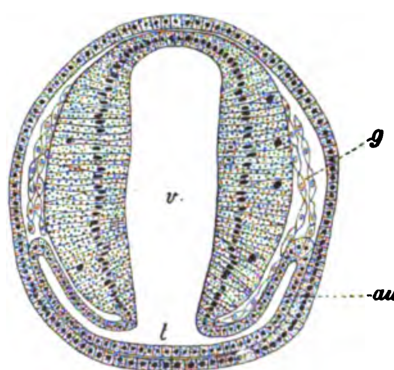


Fig. 168. Querschnitt durch den Vorderkopf eines Embryo von Petromyzon Planeri aus dem Anfang der 3. Periode nach KUPFFER (1890). Vergr. 160:1. *au* Ventrikel in der Gegend der Augenblasen. *g* Ganglienleiste des Trigeminus. *v* Vorderhirn.

Fig. 169. Querschnitt durch den Vorderkopf eines Petromyzon Planeri aus dem Anfang der 4. Periode nach KUPFFER (1890). Vergr. 160:1. *au* Augenblase. *g* Ganglienleiste des Trigeminus. *l* Lamina terminalis. *v* Vorderhirn.

Daß diese Auffassung richtig ist, beweist der in Fig. 169 wiedergegebene Befund eines nur wenig älteren Neunaugenembryo. Er ist ein dem vorhergehenden genau entsprechend orientierter Schnitt, in welchem alle Teile der Anlage mit denen des oben Fig. 164 gegebenen Bildes vom Vogelembryo nunmehr mit Sicherheit identifiziert werden können. Die Augenblasen sind im Laufe der 3. Periode (nach KUPFFER) beiderseits rasch hervorgewachsen und stellen seitlich erweiterte Blindsäcke dar, welche, wie die Profilansicht (dies Handb., Bd. I, 2, Fig. 2n) zeigt, dorsal- und kaudalwärts überhängen, genau so wie die des Vogelembryo in Fig. 165. Zwischen beiden Augenblasen findet sich wie beim Vogelembryo eine basale Zone, die Anlage der späteren Lamina terminalis, und es ist nur auffallend, daß die basale Wand des Augenblasenstieles so ganz kontinuierlich in dieselbe sich fortsetzt, ohne Andeutung der bei Vogelembryonen so gut erhaltenen Grenze.

Die anderen Unterschiede der Schnitte 164 und 169 sind untergeordneter Natur. Besonders auffallend bei Petromyzon, im Gegensatz zu dem Vogelembryo, ist das ungeheure Ueberwiegen der massigen Hirnwandung im Vergleich zu den dünnwandigen und schwächlichen Augenblasen. Dies ist aber lediglich ein Unterschied des relativen Wachstumsüberwiegens. Für die morphologische Betrachtung hat es nur insofern ein allerdings nicht geringes Interesse, als sich darin, wie auch schon in dem verspäteten Auftreten der Augenblasen, dem kein Sehgrubenstadium vorhergeht, deutlich dokumentiert, daß bei Petromyzonten, im Vergleich mit anderen Wirbeltierklassen, das Auge schon in seiner ersten Anlage Kennzeichen eines rudimentären Organs an sich trägt.

Auch von einem **Myxinoiden** (Bdellostoma Stouti) sind von Kupffer (1900) einige Nachrichten über die Augenentwickelung beigebracht worden. Das jüngste Stadium, von dem er die Augenblase beschreibt, entspricht ungefähr den in diesem Handbuch, Bd. I, Abt. 2, Fig. 3b, 3c, 4a abgebildeten Embryonen.

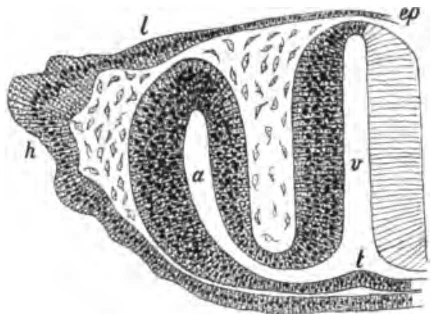


Fig. 170. Querschnitt durch den Vorderkopf eines Embryo von Bdellostoma Stouti von ungefähr 10 mm Körperlänge. Nach Kupffer (1900). Vergr. 160:1. *a* Augenblase. *ep* Epidermis. *h* Haftleiste am Seitenrand des Vorderkopfes. *l* Linsenplatte. *t* Lamina terminalis. *v* Vorderhirn.

Der in Fig. 170 nach Kupffer wiedergegebene Querschnitt durch den Vorderkopf eines solchen Embryo ist wiederum ebenso orientiert wie die in Fig. 164—166 vom Hühnchen und in Fig. 169 vom Neunauge abgebildeten Schnitte, und wenn er auch hinsichtlich seiner Entwickelungshöhe entschieden weiter ist als jene, so kann er doch mit ihnen noch ohne Schwierigkeit verglichen werden.

Sehr auffallend nun sind in diesem Ingerembryo die Augenblasen, einmal durch ihre Größe, sodann durch ihre Dickwandigkeit. In beiden Beziehungen steht dieses Objekt in denkbar größtem Gegensatz zu Petromyzon (Fig. 169) und nähert sich viel eher dem Vogelembryo (Fig. 164, 166). Denn wenn man sich das Cavum encephali, d. h. Hirnhöhle samt Sehventrikel, stark ausgedehnt dächte, so würde annähernd das Bild der Schnitte vom Hühnchen herauskommen, obschon auch dann noch mancherlei Abweichungen bestehen bleiben. Vor allem die Dicke der Wandungen der Augenblase! Hier scheint fast, wenn man das Massenverhältnis zum ganzen Gehirn in Betracht zieht, gar keine Augenblase mehr vorzuliegen, sondern ein voluminöser Sehlappen, ein Ophthalmencephalon! Und zwar zeigt nicht nur die distale Wand, das spätere Retinalblatt, sondern auch die proximale, das Pigmentblatt, eine solche Verdickung. Wenn in der vorliegenden Zeichnung nach der Zahl der Zellkerne die Zahl der die Wandungen bildenden Lagen bezw. Zeilen von Medullarzellen abgeschätzt werden darf, so ist die Wand des Vorderhirns, des Thalamencephalon, durchschnittlich 6, das proximale Blatt der Augenblase 5 und das Retinalblatt 7—8 Zellenlagen mächtig. Das ist ein überaus merkwürdiger Befund,

für den ein Verständnis zur Zeit mangelt und nur in der Vermutung gesucht werden kann, daß hier ein in der Ascendenz hochentwickelt gewesenes Organ in zwecklosem Rudimente weiter vegetiert.

Seltsam ist auch die dem Umschlagsrand der Augenblase gegenüberliegende Ektodermverdickung, welche Kupffer mit Bestimmtheit als Linsenplatte deutet. Für diese Deutung kann natürlich nur aus rostral- und kaudalwärts benachbarten Schnitten die volle Ueberzeugung gewonnen werden, der Einzelschnitt, wie er hier vorliegt, liefert sie nicht, weil sich die in Rede stehende Verdickung hier unmittelbar an eine eigentümliche Epidermiswucherung anschließt, welche als Haftleiste den Seitenrand des Vorderkopfes säumt zu seiner Verlötung mit dem Rand der Keimhautmulde, in der er ruht. Ist die Deutung richtig, dann ist der Befund, wie Kupffer mit Recht andeutet, sehr merkwürdig, da nach allen sonstigen Erfahrungen die Linsenplatte sich stets an der freien Wölbung des Retinalblattes der Augenblase bildet. Ein Motiv für ihre dorsal gerichtete Verlagerung ist ja allerdings naheliegend zu vermuten eben in der Entstehung der erwähnten Haftleiste, einer exquisit cänogenetischen, larvalen Bildung. Mit dieser darf wohl auch der ebenfalls fremdartige Befund in Zusammenhang gebracht werden, daß die Augenblase an ihrer distalen Wand von einer mächtigen Mesenchymlage umgeben ist, von der sie sich auch im weiteren Verlauf der Entwickelung nicht wieder befreit, sondern für immer sozusagen lebendig begraben bleibt zu endgültiger Verkümmerung.

Somit zeigen die beiden Cyclostomengruppen, Petromyzonten und Myxinoiden, so sehr sie untereinander abweichen in der Entwickelung ihrer Augenanlage, doch die allgemeine Uebereinstimmung, daß mannigfache Spuren einer höheren Organisation erkennbar sind, welche im Laufe der Phylogenese verloren ging. Wenn man nur die Augenentwickelung in Betracht zieht, so spricht alles für die Annahme, daß es sich hier nicht um primitive, sondern um sekundär degenerierte Wirbeltierformen handelt.

Selachier.

Ganz anders stellt sich die Augenentwickelung bei Selachiern dar, nämlich als ein in voller Kraft stehender Entwickelungsvorgang, der mit den entsprechenden Erscheinungen bei Vogelembryonen im wesentlichen übereinstimmt und zum gleichen Ziele führt.

Wir haben oben in dem Abschnitt über die Sehgruben auch die erste Entstehung der Augenblasen bei Acanthias- und Torpedoembryonen bereits mitbesprochen, da ja das, was wir unter Beziehung auf die freie Fläche der Medullarplatte als Sehgrube kennen lernten, in Rücksicht auf die Außenfläche der Medullarwand die Augenblase darstellt. Bei Selachierembryonen ebenso wie beim Hühnchen dehnen sich diese ersten Anlagen der Augenblasen in gleichem Schritt mit dem allmählichen Schluß des Hirnrohres mehr und mehr aus und bedingen in demselben Maße mehr und mehr prominierende, halbkugelige Vorwölbungen an der Seite des Vorderkopfes. Diese Vorgänge spielen sich ab in den Stadien E und F nach Balfour und Ziegler (dies Handb., Bd. I, Abt. 2, p. 21, Fig. 6d), einer Periode, in der die Körperlänge bei Torpedo ocellata von 2 auf annähernd 3 mm, und die Zahl der äußerlich erkennbaren Urwirbel von 12 auf 20 steigt.

Zur Zeit da der vordere Neuroporus geschlossen ist, d. h. mit

Beginn des Stadiums G, haben auch die Augenblasen eine Etappe ihrer Entwickelung erreicht, auf der sie, zwar wachsend, aber ohne wesentliche Formveränderung, verhältnismäßig lange verweilen, näm-

Fig. 171.

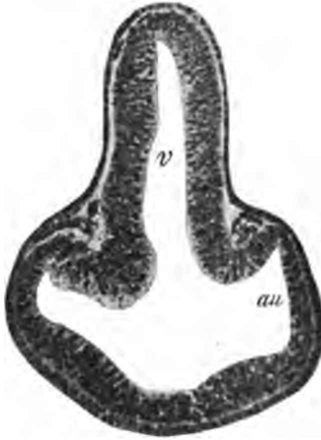


Fig. 172.

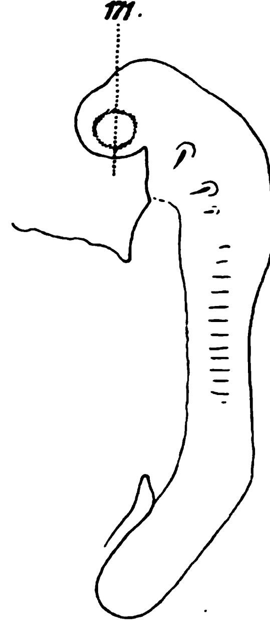


Fig. 171. Querschnitt durch den Vorderkopf eines Embryo von Torpedo ocellata von 3,7 mm Körperlänge. Präp. von A. Froriep. Vergr. 100:1. *au* Sehgrube, zur Augenblase geworden. *v* Ventrikel des Zwischenhirns.

Fig. 172. Torpedo ocellata, 3,7 mm, Anfang des Stadiums H. Vergr. 20:1. Die punktierte Linie bezeichnet die Lage des Schnittes Fig. 171.

lich die Stadien G und H hindurch und bis in den Anfang des Stadiums J, durch einen Zeitraum, in dem bei Torpedo ocellata die Körperlänge von beiläufig 3 auf reichlich 5 mm, die Urwirbelzahl von ungefähr 20 auf mehr als 40 steigt.

Wenn man nun Schnitte von Selachierembryonen verschiedener Größe aus dieser Periode (Fig. 171—177), die untereinander eine große Uebereinstimmung zeigen, vergleicht mit entsprechenden Präparaten vom Hühnchen (Fig. 162—166), so machen sich zwischen beiden gewisse typische Abweichungen bemerkbar, welche in der Hauptsache auf zwei Momente zurückzuführen sind. Einmal ist das Wachstumstempo der Augenblase im Verhältnis zur Gliederung und Achsenkrümmung des gesamten Gehirnrohres bei Selachiern ein langsameres als bei Vogelembryonen, und ferner überwiegt das Vorderhirn im Verhältnis zu Mittel- und Hinterhirn in den sich entsprechenden Entwickelungsstadien beim Hühnchen viel stärker als bei Selachierembryonen. Durch diese relativen Wachstumsdifferenzen gestaltet sich das Bild der Querschnitte aus den beiden Klassen, bei aller Uebereinstimmung der wesentlichen Züge, doch etwas verschieden.

Fig. 171 zeigt einen Querschnitt durch den Vorderkopf eines Torpedoembryo, dessen Schnittrichtung in Fig. 172 in den Umriß des Embryo eingetragen ist. Die Schnittrichtung ist eine scheinbar ganz andere als die des Schnittes Fig. 162 durch das Hühnchengehirn Fig. 163. Wenn man aber die beiden Gesamtansichten Fig. 163 und

172 vergleicht, so sieht man, daß in der letzteren infolge der starken Mittelhirn- und Nackenkrümmung die Längsachse des embryonalen Körpers zu der des Vorderkopfes in einem spitzen Winkel geknickt

Fig. 173.

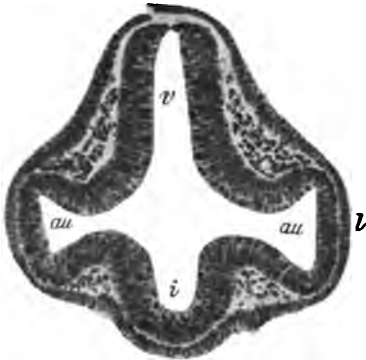


Fig. 174.

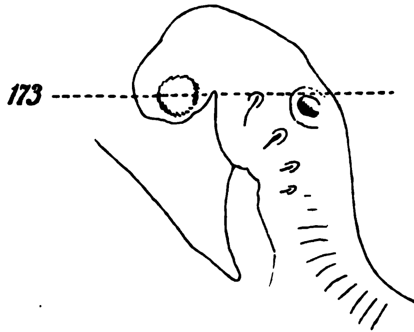


Fig. 173. Querschnitt durch den Vorderkopf eines Embryo von Torpedo ocellata von 4,6 mm. Präp. von A. FRORIEP. Vergr. 100:1. *au* Sehventrikel in den Augenblasen. *l* Linsengegend des Ektoderms. *i* Infundibularregion. *v* Ventrikel des Vorderhirns.

Fig. 174. Torpedo ocellata, 4,6 mm, Ende des Stadiums H. Vergr. 20:1 Die unterbrochene Linie bezeichnet die Lage des Schnittes Fig. 173.

steht; infolgedessen haben die zur Körperachse transversale Schnittebene der Fig. 163 und die der Körperachse parallele in Fig. 172 beide für den Vorderkopf ungefähr die gleiche Lage. Während aber in den Präparaten Fig. 162—166 der Schnitt ganz innerhalb des Vorderhirns liegt, greift er in Fig. 171 infolge der relativen Kleinheit des Vorderhirns auf das Mittelhirn über; und während in den Schnitten vom Hühnchen (Fig. 164, 166) das Gehirnrohr in breiter, geräumiger Wölbung erscheint, stellt es hier (Fig. 171) einen engen Dachfirst vor. Im übrigen zeigen beide Objekte, wie gesagt, Uebereinstimmung in den wesentlichen Zügen. Insbesondere ist die Einheit der Vorderhirnhöhle mit den Sehventrikeln sehr deutlich, dieser einheitliche Hohlraum hat im Schnitt umgekehrt T-förmige Gestalt, und die Kommunikation der Sehventrikel mit der übrigen Vorderhirnhöhle ist so geräumig, die Basis der Augenblase also so breit und wenig eingeschnürt, daß, ebenso wie in Fig. 162, es schwer ist, die Grenze der Augenblase gegen die übrige Vorderhirnwand zu bestimmen. Ferner ist auch das Verhalten des mesodermalen Gewebes übereinstimmend. Nur am dorsalen und kaudalen Umfang der Augenblase finden sich, die hier vorhandene Einziehung der Wand ausfüllend, Mesenchymzellen und Bestandteile der Ganglienleiste des Trigeminus. Außerdem liegt die gesamte Augenblase, sowie auch die anschließende basale Zone der primitiven Lamina terminalis dem Ektoderm dicht an, welches auf der Augenblase noch keine lokalisierte Verdickung zeigt, aber im ganzen Umfang des verbreiterten rostralen Vorderhirnabschnittes eine etwas erhöhte Epithelschicht darstellt.

Eine Besonderheit bietet im vorliegenden Objekt die distale Wand der Augenblase dar, diejenige, die sich später einstülpt und zum inneren oder Retinalblatt des Augenbechers wird. Dieser Teil der Augenblasenwandung ebnet sich sehr frühzeitig in eigentümlicher

Weise, so daß das Sehepithel, welches in den Augenblasen des Hühnchens die Konkavität einer Kugelschale auskleidet, hier im Torpedoembryo einen ebenen Teller bildet, dessen freie Fläche ziemlich genau medialwärts schaut und an seinem rostralen, dorsalen und kaudalen Umfang in spitzem Winkel in die proximale Wand, das spätere Pigmentblatt des Augenbechers, umbiegt. Da der Schnitt in Fig. 171 mit seinem unteren Ende den basalen Umfang trifft, so ist diese spitzwinklige Umbiegung hier nur am oberen Rand zu sehen.

Fig. 175.

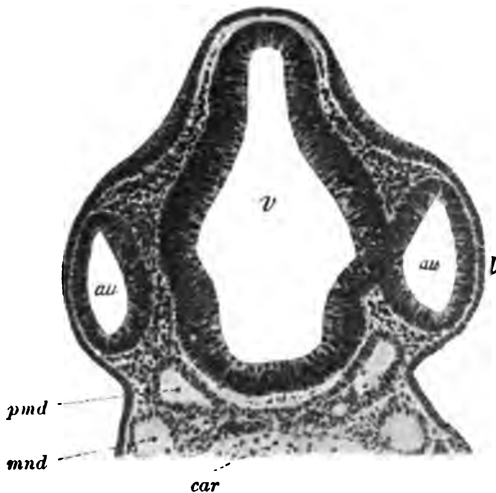


Fig. 176.

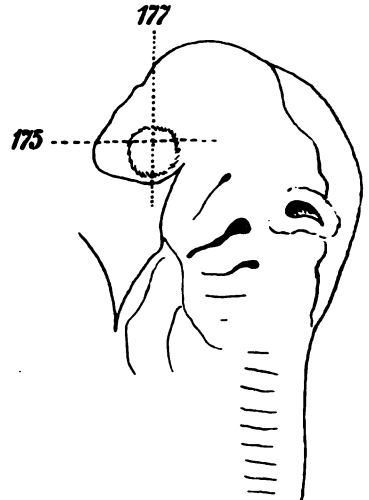


Fig. 175. Querschnitt durch den Kopf eines Embryo von Torpedo ocellata von 5,8 mm. Präp. von A. Froriep. Vergr. 100:1. *au* Augenblase. *car* Querkommissur der Carotis interna. *l* Ektoderm am oberen Rand der Linsenplatte. *mnd* mandibulare, *pmd* prämandibulare Kopfhöhle. *v* Zwischenhirn.

Fig. 176. Torpedo ocellata, 5,4 mm, Stadium J. Vergr. 20:1. Die unterbrochenen Linien bezeichnen die Lage der Schnitte Figg. 175 und 177.

Anders die in Fig. 173 und 175 abgebildeten Präparate, deren Schnittrichtung (in den Figg. 174 und 176 eingetragen) die Augenblase sozusagen horizontal durchsetzt, die erwähnte Knickung der Wand also am rostralen und kaudalen Rande trifft. Hier erhält man beinahe den Eindruck, als ob die distale Wand mit dem Sehepithel eine gewisse Steifheit besäße im Vergleich zu der proximalen, die sich weich in das Ventrikellumen vorbuchtet. Als Motiv für dieses Verhalten kann die besonders in Fig. 175 sich aufdrängende Bemerkung gelten, daß die Steifheit der Augenblasenwand genau nur so weit reicht, als letztere sich in inniger Berührung mit dem Ektoderm befindet. An der Stelle, wo diese an dem zugeschärften Rande des zwischendrängenden Mesenchyms auseinanderweichen, da knickt sich auch sofort die Augenblasenwand im Winkel ein.

In dem Embryo der Fig. 173, zu Ende des Stadiums H, ist im Bereich der Augenblase noch keine Verdickung des Ektoderms vorhanden, in dem der Fig. 175 dagegen, im Anfang des Stadiums J, findet sich eine solche in den weiter basalwärts gelegenen Schnitten. Dies ist aus der Figur 177 unmittelbar ersichtlich, da der hier abge-

bildete Schnitt von ungefähr gleichaltrigem Embryo, dank seiner Schnittrichtung, die, wie aus Fig. 176 zu ersehen, diejenige der vorhergehenden Figur unter rechtem Winkel kreuzt, die eben beginnende Anlage der Linsenplatte zeigt. Die Lage der letzteren entspricht dem mittleren Drittel der distalen Augenblasenwand. Beide Epithelblätter sind auch in diesem Objekt innig verbunden. Die Augenblasenwand aber besitzt nicht mehr jene gleichmäßige Dicke wie in den jüngeren Embryonen, sondern zeigt, und zwar genau entsprechend der Ausdehnung der Linsenplatte, eine Verdickung, durch welche nun die früher ebene Oberfläche des Sehepithels sich konvex in das Lumen des Sehventrikels vorwölbt. Da hierin der Beginn der Entstehung des Augenbechers vorliegt, verlassen wir die Selachierentwickelung für jetzt, um weiter unten an die hier beschriebenen Vorgänge wieder anzuknüpfen.

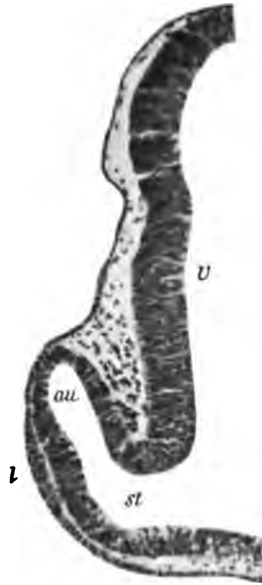


Fig. 177. Schnitt durch den Vorderkopf eines Embryo von Torpedo ocellata von 5,4 mm. Präp. von A. Froriep. Vergr. 100:1. *au* Sehventrikel in der Augenblase. *l* Linsenplatte des Ektoderms. *st* Stiel der Augenblase. *v* Ventrikel im Zwischen- und Mittelhirn.

Teleosteer.

Der erste, der mit Hilfe der Schnitttechnik die Entwickelung des Fischauges untersuchte, war Schenk (1867); die Entwickelungsstadien jedoch, bei denen seine Beobachtung einsetzte, waren schon zu alt, um die erste Anlage der Augenblase aufzuklären. So war die überraschende Entdeckung, daß das Centralnervensystem und mit ihm die Augenblase bei Knochenfischen nicht als Hohlgebilde, sondern als solide Massen sich vom Ektoderm abgliedern, Kupffer (A. L. III^4, 1868) vorbehalten. Oellacher (A. L. III^4, 1873), Goette (1878), Hoffmann (A. L. III^4, 1884), Goronowitsch (1885) und Henneguy (A. L. III^4, 1888) bestätigten dieselbe und erweiterten unsere Kenntnis darüber.

Die Entstehung der Augenblase fällt bei Forellenembryonen in die Entwickelungsstadien, die nach Kopsch (A. L. III$_4$, 1898) mit den Ziffern VI, VII, VIII zu bezeichnen und in diesem Handbuch, Bd. I, Abt. 2, p. 34 als Fig. 10 f, g, h, abgebildet sind; die Körperlänge der Embryonen steigt während dieser Periode von 1,6 auf 2,1 mm.

Die Abbildungen in Fig. 178 I—V, 5 Querschnitte durch eine ungefähr identische Ebene des Vorderkopfes von 5 Forellenembryonen der angegebenen Periode, führen den Abschnürungsvorgang anschaulich vor.

Fig. 178 I zeigt das Vorderhirn als massiven Medullarstrang von dreiseitig prismatischem Querschnitt; von den 3 Seiten bildet die dorsale die freie Oberfläche des Keimes, die beiden ventralen sind die

Seitenflächen des keilförmig in den Dotter eingesenkten Stranges. Die freie Oberfläche ist nahezu eben, eine mediane Rückenfurche, wie sie auf dem Mittel- und Hinterhirnabschnitt vorhanden ist, fehlt hier im Vorderhirngebiet dieses frühen Stadiums völlig, und ebenso fehlt an der freien Fläche auch jede Andeutung der seitlichen Grenze der Medullaranlage. An den Seitenflächen dagegen ist eine Gliederung durch 2 Furchen erkennbar, die von Goette als „mediale und laterale

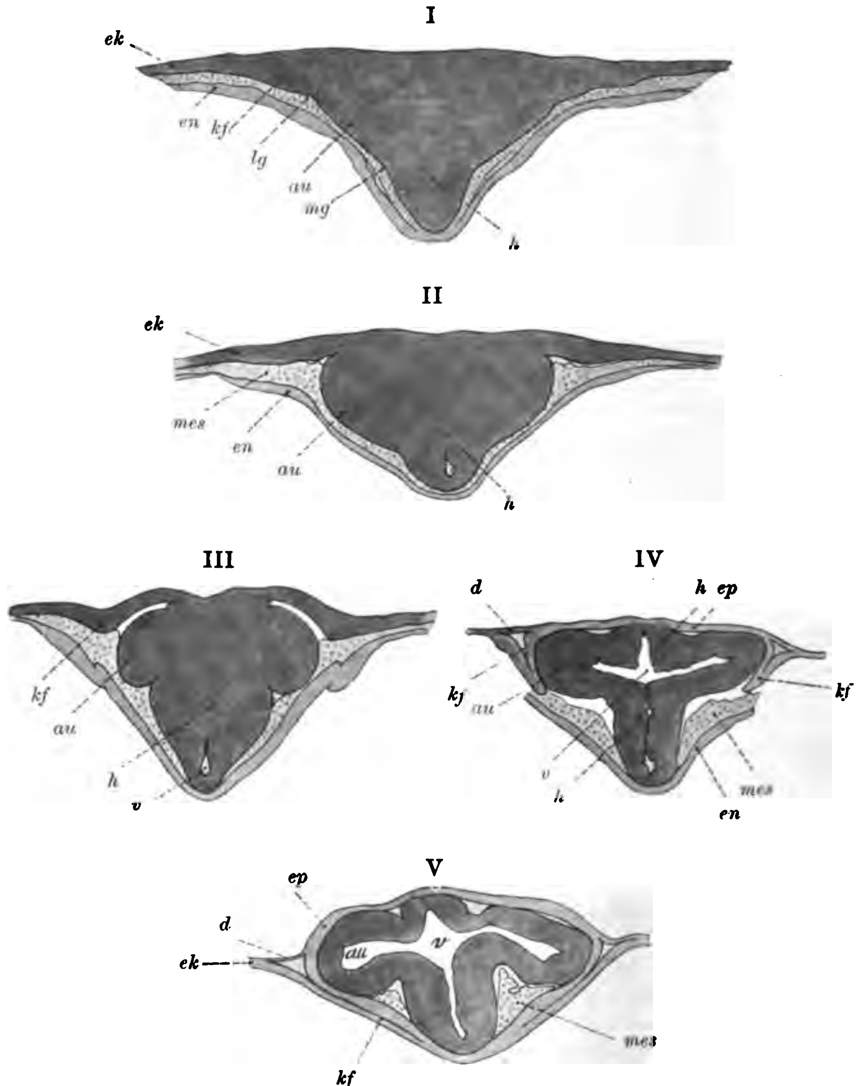


Fig. 178 I—V. Fünf Querschnitte durch den Vorderkopf von 5 Embryonen von Trutta fario aus den nach Kopsch mit VI, VII, VIII zu bezeichnenden Stadien. Nach Goette (1878). Vergr. ungefähr 150:1. *au* Augenknospe bezw. Augenblase. *d* Deckschicht des Ektoderms. *ek* Ektoderm. *en* Entoderm. *ep* Epidermis. *h* Material bezw. Wand des Vorderhirns. *kf* Kopffalte des Ektoderms. *lg* laterale Grenzfurche. *mes* Mesoderm. *mg* mediale Grenzfurche. *v* Ventrikel des Vorderhirns.

Grenzfurche“ bezeichnet wurden; von dem ventralwärts vorspringenden „Kiel“ (KUPFFER) setzt sich durch die mediale Grenzfurche jederseits als flache Wölbung die erste Andeutung der Augenblase, oder richtiger gesagt der Augenknospe, ab, und an diese schließt sich, durch die laterale Grenzfurche von ihr geschieden, eine ebenfalls ventralwärts vortretende flache Erhabenheit an, eine Wucherung des Ektoderms, die, der Kopffalte anderer Wirbeltierembryonen homolog, die Tendenz hat, zur Abhebung des Vorderkopfes und Bildung der Mundbucht sich einzusenken, dieses Ziel aber erst in viel späteren Stadien erreicht. Daraus ergiebt sich, daß an der Seitenfläche die Abschnürungsgrenze des Medullarstranges mit der von GOETTE als laterale Grenzfurche bezeichneten Einziehung zusammenfällt.

In Fig. 178 II ist diese Grenze bereits unverkennbar ausgeprägt durch eine spitzwinklige Einziehung zwischen Augenknospe und Oberflächenektoderm. Auch die mediale Grenzfurche ist tiefer eingezogen und bildet nun deutlich die ventrale Grenze der Augenknospe. Der Hauptfortschritt dieses Embryo ist der erste Anlauf zur Bildung des Lumens, das sich als kleiner unregelmäßiger Spalt in der Medianebene des Kieles eingestellt hat.

Fig. 178 III zeigt weitere Fortschritte in allen diesen Punkten. Der Spaltraum hat eine regelmäßigere Wand erhalten, die Augenknospen haben sich durch tiefe Einziehung der Grenzfurchen halbkugelig abgeschnürt, und besonders eingreifend ist die durch Vertiefung der lateralen bezw. jetzt dorsalen Grenzfurche bedingte Abgrenzung der gesamten Vorderhirnanlage von dem darüber liegenden Ektoderm, welche so weit gediehen ist, daß beide nur noch in einer, etwa $^2/_4$ der ganzen Breite einnehmenden, mittleren Zone miteinander verbunden sind.

Fig. 178 IV ist einem merklich älteren Embryo entnommen, in dem nunmehr die Bildung der Medullarhöhle im Vorderhirn weit gediehen ist, derart, daß der Ventrikelraum sich sowohl in der Medianebene vom Boden bis zur Decke, wie auch beiderseits in die Augenknospen hinein angelegt hat. Die Abschnürung von dem Ektoderm der Oberfläche ist ebenfalls fortgeschritten, so daß jetzt hier ein Querschnittsbild erreicht ist, das mit den typischen Abschnürungsbildern des Medullarrohres in anderen Wirbeltierklassen ohne weiteres identifizierbar erscheint. Eine Abweichung des Objektes von anderen Formen besteht noch darin, daß der Vorderkopf des Embryo nicht vom Dotter abgehoben ist; die Kopffalte, deren Beginn schon in den jüngeren Stadien verfolgt wurde, hat sich jedoch weiter ventralwärts herabgesenkt, und zwar, was für uns von besonderem Interesse ist, so weit, daß die laterale Wölbung der infolge der Entstehung der Sehventrikel nun zu Blasen gewordenen Augenknospen von der eingesenkten Epidermis ganz umfaßt wird. Daß bei dieser Einsenkung des Ektoderms die oberflächliche Zellenlage desselben nicht mitgeht, sondern als zarte Brücke über der Lichtung der nur von der „Grundschicht“ (GOETTE) des Ektoderms gebildeten Kopffalte zeitweise stehen bleibt, das ist nichts Besonderes, sondern stimmt mit dem allgemeinen Verhalten dieser „Deckschicht“ (GOETTE) bei Teleosteern, Ganoiden und teilweise auch Amphibien überein, welche, morphologisch ohne Bedeutung, lediglich als Schutzhülle für den im Wasser frei sich entwickelnden Embryo aufzufassen ist und später schwindet.

Der in Fig. 178 V wiedergegebene Schnitt ist einem noch älteren,

am Ende der oben gekennzeichneten Periode stehenden Embryo entnommen. Hier ist nun sowohl der Prozeß des Hohlwerdens der Gehirnanlage, wie auch die Abschnürung der letzteren vom Ektoderm vollständig abgelaufen, und wir finden in Bezug auf diese beiden Punkte Verhältnisse vor, die sich von den oben geschilderten Befunden bei Selachier- und Vogelembryonen im wesentlichen nicht unterscheiden. Bereits hat nun auch schon die Einschnürung des Halses der Augenblase begonnen, die jedoch in einem solchen, annähernd rechtwinklig zur Gehirnachse geführten Querschnitt nur am dorsalen Umfang eine merkliche Veränderung herbeigeführt hat, während die ventrale, auf dem Kopfmesoblast ruhende Wand ziemlich kontinuierlich in die Vorderhirnwand übergeht.

Die Kopffalte des Ektoderms ist nunmehr so weit in die Tiefe gedrungen, daß der Vorderkopf ganz von Ektoderm umfaßt ist, die beiden Blätter der Falte haben sich aber noch nicht gelöst, und der Zugang in den Spaltraum zwischen ihnen ist noch durch die „Deckschicht" abgeschlossen. Infolgedessen ist der Vorderkopf, obschon von Ektoderm umschlossen, doch nicht frei, sondern auf dem Blastoderm angewachsen, was den Vergleich mit Schnitten wie in Fig. 160 und 161 erschwert, weil bei Säugetier- und Vogelembryonen der Vorderkopf frei vorragt. Denken wir uns jedoch in dem Forellenembryo die Kopffalte aus ihrer Verwachsung gelöst, dann finden wir übereinstimmende Verhältnisse und können gerade hier mit besonderer Deutlichkeit konstatieren, daß die Augenblase der dorsalen Längszone (Flügelplatte, His) des Gehirnrohres angehört. Bei Säuger-, Selachier- und Vogelembryonen ist dieser Nachweis für die Sehgruben bei offener

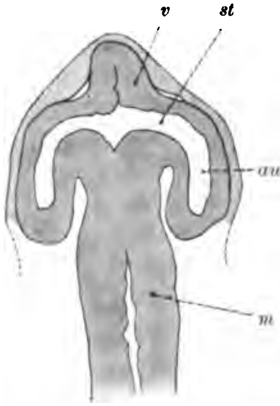


Fig. 179. Horizontalschnitt durch den Kopfteil eines Embryo von Trutta fario aus dem nach Kopsch mit VIII zu bezeichnenden Stadium. Nach Goette (1878). Vergr. ungef. 120:1. *au* Augenblase. *m* Mittelhirn. *st* Stiel der Augenblase. *v* Vorderhirn.

Medullarplatte ebenfalls leicht, nach Schluß des Medullarrohres aber, d. h. für die Augen b l a s e n wird, wie oben (p. 163) besprochen, durch die rasch zunehmende Achsenkrümmung des Vorderhirnes die Orientierung erschwert.

In dem Maße nun, wie die Augenblasen sich vom Vorderhirn abschnüren und zugleich mit diesem weiterwachsen, nehmen sie immer mehr eine kaudalwärts gekrümmte Form an, der Stiel sitzt am rostralen Ende und rückt mit dem entsprechend gerichteten Wachstum des Hirnrohres allmählich immer weiter rostralwärts vor. Hiervon können nur Horizontalschnitte eine Anschauung geben, wie ein solcher in Fig. 179 abgebildet ist, aus dem gleichen Stadium wie Fig. 178 V. Ein Vergleich mit der Dorsalansicht des in diesem Handb., Bd. I, Abt. 2, Fig. 10h dargestellten Embryo dient zur Erläuterung. Die Augenblasen reichen kaudalwärts bis auf die Grenze zwischen Vorder- und Mittelhirn oder sogar ein wenig auf letzteres. Die Insertion der Augenblasenstiele wird rostralwärts überragt von einem schnabelförmig

vortretenden Teil des Vorderhirndaches, an dessen Spitze ungefähr der Ort des Neuroporus zu suchen wäre. Noch ist die Dicke der proximalen und der distalen Wand der Augenblase annähernd gleich; im weiteren Wachstum überwiegt die distale (Retinalblatt) ganz bedeutend, wie zu ersehen aus einem, der Fig. 179 entsprechend orientierten Schnitt von einem etwas älteren Forellenembryo, den HOFFMANN (A. L. III[4], 1884, Taf. IV, Fig. 7) bei stärkerer Vergrößerung abbildet. Hier besteht die proximale Wand aus einfachem Cylinderepithel, die distale dagegen aus 4—5 Zellenlagen; außerdem läßt diese Figur auch Deck- und Grundschicht der Epidermis unterscheiden und zeigt, daß die gewölbte Außenfläche der distalen Augenblasenwand in inniger Berührung mit der Epidermis steht, und daß mesodermales Gewebe sich nur an der proximalen Wand findet.

Ganoiden.

Hier beschränken sich unsere Kenntnisse über die Augenentwickelung für jetzt noch auf die Untersuchung an Lepidosteus osseus von BALFOUR und W. N. PARKER (A. L. III[5], 1882), welche gezeigt haben, daß zwischen dieser Form und den Teleosteern hier wie überhaupt und besonders in der Entwickelung des Centralnervensystems eine weitgehende Uebereinstimmung besteht.

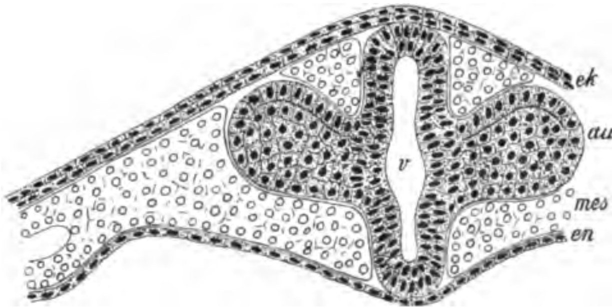


Fig. 180. Querschnitt durch den Vorderkopf eines 6 Tage alten Embryo von Lepidosteus osseus. Nach BALFOUR und PARKER (1882). Vergr. ungef. 120:1. *au* Augenknospe. *ek* Ektoderm. *en* Entoderm. *mes* Mesoderm. *v* Ventrikel des Vorderhirns.

Bei Lepidosteusembryonen vom 5. Tag nach der Befruchtung, also aus dem Stadium, welches in dies. Handbuch, Bd. I, Abt. 2, p. 28, Fig. 8c abgebildet ist, werden die Augenblasen als Vorwölbungen zur Seite des Vorderhirns äußerlich erkennbar. Schnitte durch solche Embryonen lehren, daß auf diesem Entwickelungsstadium der bis dahin solide Medullarstrang beginnt, sein Lumen zu gewinnen durch Auseinanderweichen der Zellen in der Medianebene, und zwar nimmt diese Spaltbildung im Bereich des Gehirns ihren Anfang. Ein Querschnitt durch die Vorderhirngegend zeigt die Augenknospen als flache seitliche Auswüchse, in welche das eben sich bildende Ventrikellumen ein wenig eindringt.

Embryonen vom 6. Tag (Fig. 8d) lassen eine auffallend starke Verbreiterung des Kopfes erkennen, die zum Teil wohl bedingt ist durch das beträchtliche Vorragen der Augenblasen. Der in Fig. 180 wiedergegebene Schnitt durch den Vorderkopf eines Embryo dieses

Alters zeigt den Ventrikel des Vorderhirns ausgebildet als medianen Spaltraum mit glatter Begrenzung; ungefähr von der Mitte der Seitenwand sieht man die Anlage der Augenblase abgehen, merkwürdigerweise aber noch als soliden Auswuchs, trotzdem er bereits durch einen eingeschnürten Hals als kugeliger, gestielter Körper von der Hirnwand sich absetzt. Die Beweiskraft dieses Präparates ist zweifelhaft. Balfour und Parker selbst äußern Bedenken, ob dasselbe (ihr einziger Schnitt dieses Stadiums, der die Augenblase enthielt) ein richtiges Bild gebe, und halten für wahrscheinlich, daß die Augenblasenhöhle wohl bereits vorhanden, aber nicht sichtbar war, weil der Schnitt die Wandung gestreift hatte. Für diese Auffassung spricht auch das Bild (Fig. 180) durch die der dorsalen Wand entlang erkennbare ventrikulare Oberflächenkontur. Auffallend ist in dem Präparat nebenbei auch die bedeutende Ausbreitung des mesodermalen Gewebes, welches die Augenblasen fast allseitig umgiebt und nur am dorso-lateralen Umfang einen kleinen Bezirk frei läßt, wo die Augenblase mit der Epidermis in unmittelbarer Berührung stehen kann.

Bei Embryonen vom 7. Tag sind die Augenblasen hohle Ausbuchtungen des Vorderhirns, die sich lateral erweitern und mit ihrer lateralwärts gewölbten distalen Wand an der Epidermis anliegen; die Grundschicht der letzteren erscheint in dem entsprechenden Gebiet ganz wenig verdickt als erste Andeutung der Linsenbildung.

Am 8. Tag schickt sich die Augenblase zur Umgestaltung in den Augenbecher an. Fig. 181 giebt einen Querschnitt des Kopfes aus diesem Stadium; der Stiel ist deutlich abgesetzt; die Augenblase, obschon noch ziemlich geräumig, zeigt doch eine Knickung ihrer Wandung und dadurch bedingte Abgrenzung einer proximalen und einer distalen Wand; die letztere, das spätere Retinalblatt, ist im Vergleich zur proximalen, dem späteren Pigmentblatt, etwas mächtiger und bereits ein wenig eingezogen, so daß die Sehepithelfläche sich flach-konvex in den Sehventrikel hinein vorwölbt; die Außenfläche der distalen Wand liegt der Epidermis an, welche in diesem Berührungsgebiet eine der Berührungsfläche innig angeschmiegte, schon recht beträchtliche Anschwellung besitzt; diese Verdickung, die erste Anlage einer Linsenplatte, betrifft nur die „Grundschicht“ der Epidermis, da bei Ganoiden wie bei Teleosteern eine „Deckschicht“, an den Proliferationsvorgängen des Ektoderms unbeteiligt, als schützende Hülle die freie Oberfläche des Embryo überzieht.

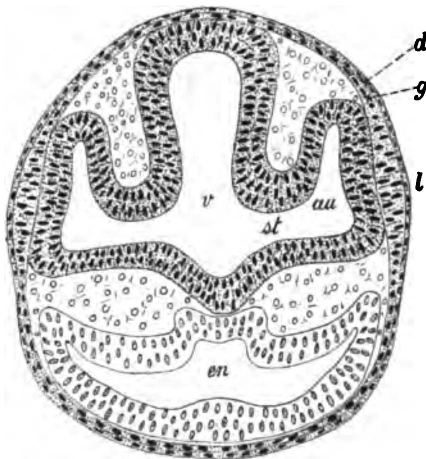


Fig. 181. Querschnitt durch den Vorderkopf eines 8-tägigen Embryo von Lepidosteus osseus. Nach Balfour und Parker (1882). Vergr. ungef. 100:1. *au* Augenblase. *d* Deckschicht des Ektoderms. *en* Vorderdarm. *g* Grundschicht des Ektoderms. *l* Linsenplatte. *st* Stiel der Augenblase. *v* Vorderhirn.

Amphibien.

Wir haben oben die Sehgruben der offenen Medullarplatte bei Embryonen gewisser Amphibien besprochen und gezeigt, wie diese nach Schluß des Medullarrohres sich weiter vertiefen und zu Augenblasen werden. Die Ausgestaltung dieser letzteren vollzieht sich sehr ähnlich den Befunden bei Selachiern; die Abweichungen sind dreierlei Art, bedingt durch 1) die beträchtlichere relative Dicke der Medullarwand, 2) die frühere Ausbreitung des Mittelblattgewebes, 3) die spätere Abhebung des Vorderkopfes.

Am eingehendsten sind die Vorgänge behandelt von KESSLER (1871, 1877) für Triton und von GOETTE (A. L. III[7], 1875) für Bombinator. Bei der erwähnten Uebereinstimmung mit der oben ausführlicher vorgeführten Selachierentwickelung können wir uns hier auf die Untersuchung einer kurzen Entwickelungsperiode beschränken, die charakterisiert wird durch die Abbildung in diesem Handb., Bd. I, Abt. 2, p. 73, Fig. 23c, einen Unkenembryo, bei dem die Bildung des Schwanzteiles vor kurzem begonnen hat.

Schon früher, unmittelbar nach Schluß, hat das Gehirnrohr in dem sich ventralwärts umbiegenden Teil des Vorderhirns seine größte Breite. In diesem Teil schnürt sich die Seitenwand als rundliche Vorragung dadurch ab, daß „die anfangs breite Basis der Vorragung von oben, vorn und hinten sich zusammenzieht oder, genauer ausgedrückt, von der sich ausdehnenden Hirnwand gegen die basale Seite des Hirnes zusammengeschoben wird. In dem Maße, wie dieser Vorgang fortschreitet, verwandelt sich jene Basis zu einem hohlen Stiele,



Fig. 182. Frontalschnitt durch den Vorderkopf eines Embryo von Bombinator igneus nach Beginn der Schwanzbildung. Nach GOETTE (1875). *au* Augenblase. *d* Vorderdarm. *i* Infundibularregion. *v* Vorderhirn.

der späteren Anlage des Sehnerven, welcher am Rande der anatomischen Hirnbasis die Augenblase mit ihrem Mutterboden, dem Zwischenhirn, in Verbindung erhält.“ Während dieser Abschnürung erfolgt auch, wesentlich durch Zellenverschiebungen, ein Dünnerwerden der medialen und Dickerwerden der lateralen Wand. Anfangs wird die verdickte Außenwand mit ihrer konvexen Außenfläche an die Epidermis gedrückt, während sie nach innen den Sehventrikel auffallend eben begrenzt (vgl. Fig. 182 mit dem Selachierembryo in Fig. 173!); später plattet sich die Außenfläche an der Epidermis nicht nur ab, sondern erscheint in der Mitte, wo sie am dicksten ist, nach innen eingedrückt, so daß ihre vorgewölte Innenfläche der ihr gegenüberliegenden medialen Wand der Augenblase allmählich genähert und dadurch der dazwischen gelegene Sehventrikel zu einem mehr spaltartigen Raume eingeengt wird. Damit beginnt die Entstehung des Augenbechers, welche wir weiter unten verfolgen werden.

Mammalia.

Die bemerkenswerte Thatsache, daß im embryonalen Auftreten des Sehorgans gerade die höchstentwickelte Wirbeltierklasse den primi-

tiven Zustand am besten bewahrt hat, wurde oben in dem Abschnitt über die Sehgrube der offenen Medullarplatte bereits gewürdigt. Durch den Schluß des Gehirnrohres werden die Sehgruben zu Augenblasen, wie bei Selachiern und Sauropsiden, so auch bei Säugetierembryonen, und da bei letzteren, wie oben gezeigt, die Vorderhirnplatte relativ lange offen bleibt, so sind beim Schluß derselben die Augenblasen bereits relativ umfangreiche Gebilde.

Die konisch verjüngte Gestalt (Fig. 159, 160), welche die Sehgruben auf der Höhe ihrer Entwickelung haben, ist nach Schluß des Gehirnrohres auch in der Form der Augenblasen noch zu erkennen, denn diese gehen aus der Seitenwand des Vorderhirns mit so breiter Basis hervor (Fig. 185), daß es schwer ist, eine bestimmte Grenze zwischen beiden zu ziehen, und die Bezeichnung Infundibula ocularia, welche Cirincione (1892) für diesen frühen Zustand der Augenblasen gebraucht, durchaus zutreffend erscheint.

Eine Besonderheit bieten die Säugetierembryonen dar im Verhalten des mesodermalen Gewebes, indem dieses zwischen Augenblase und Ektoderm zeitweilig eindringt, später aber, wenn die Einstülpung der Linsenblase beginnt, aus dem Spaltraum sich wieder zurückzieht.

Bei allen bisher besprochenen Wirbeltierembryonen fanden wir die distale Wand der Augenblase mit ihrer konvexen Wölbung dem Ektoderm unmittelbar anliegend und stellten fest (z. B. Fig. 177), daß

Fig. 183.

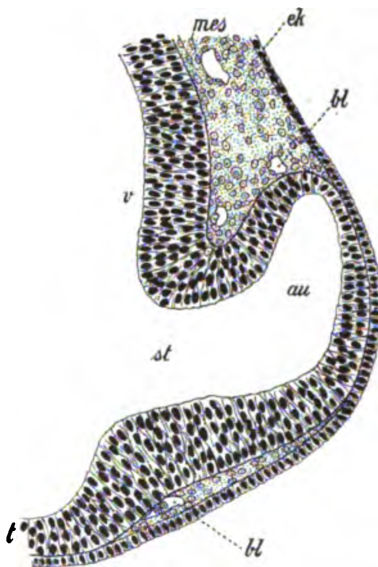


Fig. 184.

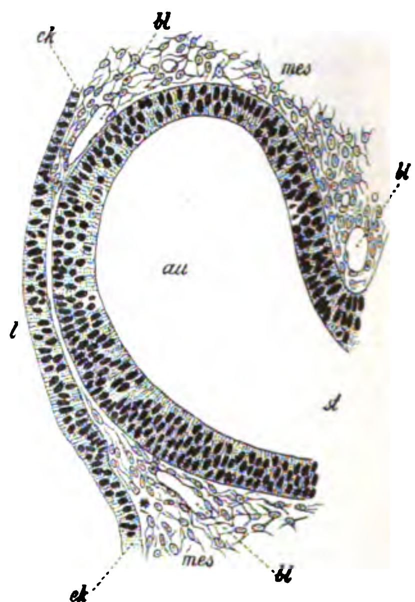


Fig. 183. Schnitt durch den Vorderkopf eines Embryo von Canis fam. Nach Kessler (1877). Vergr. ungef. 120 : 1. *au* Augenblase. *bl* Blutgefäße. *ek* Ektoderm. *mes* Mesoderm. *st* Stiel der Augenblase. *t* Lamina terminalis. *v* Vorderhirn.

Fig. 184. Schnitt durch den Vorderkopf eines Embryo von Lepus cuniculus, etwa 10 Tage alt. Nach Rabl (1900). Vergr. 200 : 1. *au* Augenblase. *bl* Blutgefäße. *ek* Ektoderm. *l* Linsenplatte. *mes* Mesoderm. *st* Stiel der Augenblase.

in dem Gebiet dieses Kontaktes einerseits das Ektoderm zur Linsenplatte anschwillt, andererseits die Augenblase zur Bildung des Retinalblattes sich verdickt und einsenkt, ohne daß zwischen beiden eine Spur von mesodermalem Gewebe weder bleibend noch vorübergehend aufgetreten wäre. Anders bei Säugetierembryonen.

Wie wir oben (p. 157) besprachen, steht die Wand der Sehgrube, und ebenso, nach Schluß des Gehirnrohres, der Augenblase zunächst nur in einem ventral-kaudalen Sektor ihres Umfanges mit Kopfmesoderm in Berührung (Fig. 160), sowohl der lateral gewendete Grund, wie auch die rostrale und dorsale Wand liegen dem Ektoderm in inniger Berührung an. Mit der sich rasch vermehrenden Achsenkrümmung des Hirnrohres wendet sich nun aber die ventrale Fläche immer mehr kaudal-, schließlich sogar kaudal-dorsalwärts, und der ursprünglich kaudale Umfang wird zum dorsalen oder gar zum dorsorostralen. Hierdurch wird das Kopfmesoderm im dorsalen Umfang der

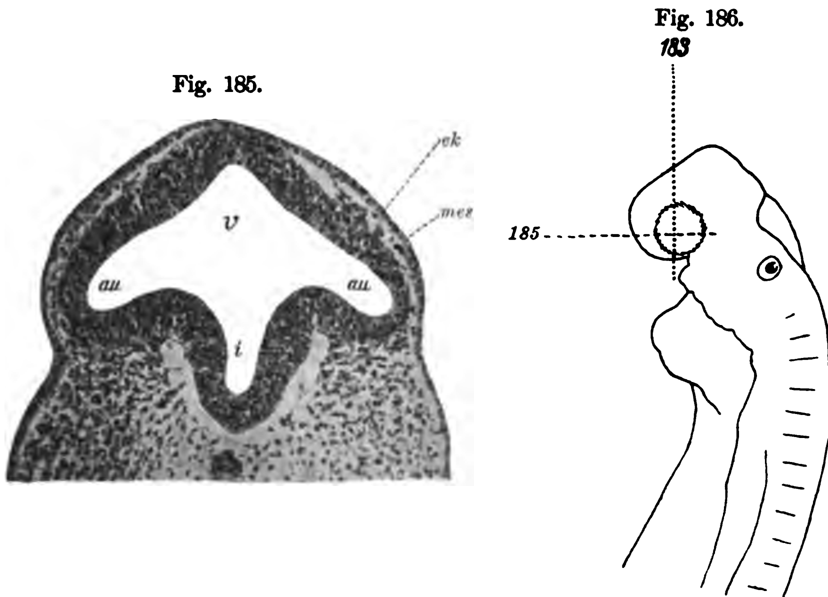


Fig. 185. Querschnitt eines Embryo von Canis fam. von 4,8 mm Körperlänge. Präp. von A. Froriep. Vergr. 100 : 1. *au* Augenblase. *ek* Ektoderm. *i* Infundibularregion. *mes* mesodermales Gewebe. *v* Vorderhirn.

Fig. 186. Linksseitige Profilansicht eines Embryo von Canis fam. von 4,8 mm Körperlänge. Vergr. 20 : 1. Die unterbrochenen Linien geben eine Vorstellung von der ungefähren Lage der Schnitte Fig. 183 und 185.

Augenblasen bis zum rostralen Kopfende vorgeschoben und fließt hier mit dem Mittelblattgewebe der basalen Region zusammen; nur die laterale Oberfläche bleibt vorläufig noch frei und stellt somit den gleichen Kontaktbezirk von Augenblase und Ektoderm dar, den wir bei den übrigen Wirbeltierklassen gefunden haben.

Dieser Kontakt nun erhält sich hier bei Säugerembryonen nur ganz kurze Zeit; einzelne eindringende Mesenchymzellen trennen die beiden Epithellagen, und sobald dies geschehen, breitet sich ein mesodermales Zwischengewebe in dem Spaltraum aus, so daß die Augenblase nun allseitig von Mesenchym umgeben ist.

Wie rasch diese Umwachsung vor sich geht, ergiebt sich aus den Abbildungen Fig. 183 und 185, von 2 Hundeembryonen, die ungefähr dem gleichen Entwickelungsstadium vor Eintritt der Nackenkrümmung angehören, der erstere gleichaltrig, der andere nur wenig älter als der von BISCHOFF (A. L. III[10], 1845) unter Fig. 37 A—D abgebildete. Die beiden Schnitte sind ungefähr rechtwinklig zu einander orientiert, ihre Lage ist in der Skizze Fig. 186 angedeutet.

Während nun hier in dem jüngeren Embryo (Fig. 183) die distale Wölbung der Augenblase dem Ektoderm noch so unmittelbar anliegt, daß die Grenzkonturen beider zu einer Linie verschmelzen, zeigt der nur wenig ältere (Fig. 185) eine relativ mächtige Lage Mesenchym zwischen beiden, welche dorsal- wie basalwärts in der Schnittserie sich kontinuierlich erweist und somit eine geschlossene Mesenchymhülle der Augenblase darstellt.

Hinsichtlich des allgemeinen Entwickelungszustandes, bei welchem diese Einschiebung von Mesoderm zwischen Augenblase und Ektoderm erfolgt, scheint bei verschiedenen Säugetierordnungen eine gewisse, wenn auch nur annähernde Uebereinstimmung zu bestehen.

Ein Hundeembryo, dem die Figg. 185 und 186 entsprechen, zeigt 13—14 Urwirbel, sowie vertiefte, aber noch weit offene Gehörgruben.

Bei Kaninchen fand RABL (1900), daß bei Embryonen von 13 Urwirbeln Mesodermzellen in den Spaltraum zwischen Augenblasen und Ektoderm sich einzudrängen beginnen.

Nach KEIBEL (A. L. II, 1897), der die betreffende Frage bei Schweinsembryonen mit großer Sorgfalt verfolgt hat, besteht hier von der Bildung der Augenblasen an, d. h. von Stadien mit 10 Urwirbeln beginnend, bis zu Stadien mit 15—16 Urwirbeln der volle unmittelbare Kontakt, nur ausnahmsweise zeigt sich der Beginn der Mesodermeindrängung schon mit 13 oder 14 Urwirbeln; die Gehörgruben aller dieser Embryonen waren angelegt, aber noch ziemlich flach. Bei Embryonen mit 17 und mehr Urwirbeln findet sich regelmäßig eine Mesodermlage, bis sie bei Embryonen mit 30 Urwirbeln wieder spärlicher wird, und mit 32—34 Urwirbeln ganz verschwindet. Um diese Zeit also, wo die Bildung der Linsenplatte und die Umgestaltung der Augenblase einsetzt, hat sich der von Mesoderm freie Kontaktbezirk zwischen den beiden Gebilden bereits mehr oder weniger vollständig wiederhergestellt.

Ziehen wir diese letzte Erscheinung, auf die im nächsten Abschnitt eingehender zurückzukommen sein wird, hier vorläufig mit in Betracht und überblicken das geschilderte Verhalten des Mesoderms bei Säugetieren, so stellt sich, im Hinblick auf das bei allen übrigen Wirbeltierklassen kontinuierliche Bestehen des primitiven Kontaktes zwischen Augenblasen und Ektoderm, jenes Auftreten der mesodermalen Zwischenschicht als eine temporäre Unterbrechung dar, durch welche diese einheitliche Periode in die des ersten oder primären und des zweiten, sekundären Kontaktes getrennt wird.

Daß in der Berührung der Augenblase mit dem Ektoderm ein morphogenetisches Moment von fundamentaler Bedeutung vorliegt, darüber kann nach allen Erfahrungen der vergleichenden wie der experimentellen Entwickelungslehre (vergl. SPEMANN 1901) kein Zweifel sein. Wir können daher ein Ereignis, wie die geschilderte Invasion von seiten des Mesoderms, durch welche der Bestand jenes wichtigen Kontaktes gefährdet wird, nur als eine

sekundär erworbene, cänogenetische Störung des primitiven Entwickelungsganges auffassen. Ueber das Motiv, das diese Entwickelungsstörung bewirkt, hat H. Virchow (1901, p. 772) die sehr einleuchtende Vermutung geäußert, daß die bei Säugetierembryonen, und nur bei diesen, sich vollziehende Entstehung einer gefäßhaltigen Linsenkapsel sich hier gewissermaßen zum voraus meldet. Zur Ernährung des sich demnächst zur Linsenbildung anschickenden Ektodermbezirkes — so würde man sich etwa vorzustellen haben — drängt sich das gefäßführende Mesenchym vor der Zeit heran; sein blinder Eifer aber wird zur Gefahr, denn: würde das Ektoderm zu früh der Kontaktwirkung mit der Augenblase entzogen, dann würde ihm möglicherweise der zureichende Impuls zur Linsenbildung mangeln. Die Hinausdrängung der mesodermalen Elemente würde also zur conditio sine qua non für die normale Entwickelung eines Wirbeltierauges im Säugerembryo, und sie erfolgt denn auch, sobald es ernstlich Zeit wird. Daß die eine oder andere Mesenchymzelle im Spalt zurückbleibt, scheint die Wirkung des Kontaktreizes nicht zu beeinträchtigen und ist andererseits vielleicht von Nutzen, da an diese zurückgelassenen Einzelposten sich später wieder Zellenreihen vom umgebenden Mesoderm her anschließen können zu erneuter Invasion. Denn wie Fig. 209 anschaulich vorführt, drängen, sobald die Linsengrube sich merklich vertieft, auch schon wieder Mesenchymzellen, von der basalen Seite eintretend, um sie her; und nunmehr erreichen sie ihren Zweck, der wachsenden Linse ernährende Blutgefäße zuzuführen.

Das Auftreten und Wiederverschwinden einer mesodermalen Zwischenschicht in der Augenanlage der Säugetiere ist die Veranlassung wiederholter Kontroverse geworden über die Frage, ob eine solche Zwischenschicht vorhanden sei oder nicht. Daß Meinungsverschiedenheiten hierüber, die sich aus der Differenz der Befunde bei verschiedenaltrigen Embryonen objektiv erklären, zu lebhaften Diskussionen geführt haben, wird verständlich durch die für die Linsenkapsel- und Glaskörperbildung im einen oder anderen Sinne aus ihnen gezogenen Konsequenzen.

Remak (A. L. III[9], 1855, p. 91) hatte, in erster Linie fürs Hühnchen, und hier uneingeschränkt zutreffend, implicite aber auch für Kaninchenembryonen ausgesprochen: „Oberhalb und unterhalb der nach außen gewendeten Augenblasen ist das obere Keimblatt durch die dicken Kopfplatten (Mesoderm) von dem Hirnrohre getrennt; allein gerade der Außenfläche der Augenblase liegt es so dicht auf, daß hier die Kopfplatten unterbrochen zu sein scheinen."

Dieser Darstellung sprach Kölliker (A. L. II, 1861, p. 297) ihre allgemeine Giltigkeit ab, indem er darauf hinwies, daß nur Säugetierembryonen eine gefäßhaltige Linsenkapsel besitzen und deshalb Beobachtungen an Vogelembryonen für die Säugetiere und den Menschen nicht maßgebend sein könnten; obgleich er die Mitablösung einer Cutisschicht bei der Linsenbildung noch nicht beobachtet habe, so glaube er doch diesen Vorgang voraussetzen zu dürfen auf Grund der Beobachtung, „daß die eben erst gebildete Linse des 4 Wochen alten Embryo schon eine besondere äußere Kapsel in Gestalt eines hellen, dicken, aus Zellen gebildeten Häutchens besitzt".

Kessler (1871, p. 11) bekämpft Kölliker's Schlußfolgerung auf Grund von 2 Stadien vom Hund, in denen die Abschnürung der Linse sich eben einleitet, bezw. etwas weiter vorgeschritten ist, und einem Stadium vom Schaf, in dem das Ektoderm sich eben verdickt hat. Da

er in diesen 3 Embryonen das Ektoderm den Augenblasen unmittelbar anliegend fand, tritt er für die Giltigkeit der REMAK'schen Darstellung auch für Säugetierembryonen mit Nachdruck ein.

Er fand aber unter den zunächst nachfolgenden Bearbeitern der Frage keine Anhänger. SERNOFF (1872, p. 194) und LIEBERKÜHN (1872, p. 313) behaupteten nicht nur für Säugetiere, sondern gar auch für Vogelembryonen nach Beginn der Einstülpung der Linse das Vorhandensein einer Bindegewebsschicht zwischen letzterer und der Augenblase, die zugleich mit ihr eingestülpt werde, und W. MÜLLER (1874, p. XXX) ging sogar noch weiter und betonte die Anwesenheit jener Schicht beim Hühnchen auch schon vor der Linsenbildung; ARNOLD (1874, p. 5. 24) schilderte nur für Säugerembryonen, für diese aber um so ausführlicher und nachdrücklicher, eine relativ mächtige Zwischenschicht, die in allen Stadien (Rind 6—15 mm) zwischen Linsenektoderm und Augenblase zu finden sei; v. MIHALKOVICS (1875, p. 381) endlich bestätigte für Säugetierembryonen (Kaninchen) ausdrücklich die Angaben SERNOFF's, LIEBERKÜHN's und ARNOLD's gegen KESSLER.

Dieser hatte also alle Ursache, in seinem ausführlichen Werke[1]) (KESSLER, 1877, p. 46—64) die Frage von neuem und eingehender zu erörtern. Er giebt von seinen durch gute Fixierung ausgezeichneten Präparaten nicht minder musterhafte Abbildungen und erhebt dadurch die Abwesenheit der mesodermalen Zwischenschicht über allen Zweifel für Vogelembryonen ohne Einschränkung, für Säugetierembryonen wenigstens für die Stadien, die ihm vorgelegen hatten.

Auch KÖLLIKER (A. L. II, 1879, p. 654) kam ausführlicher auf die Frage zurück, und da nun die von ihm untersuchten Säugerembryonen mit derselben zweifellosen Klarheit die Anwesenheit der Zwischenschicht beweisen, wie die von KESSLER abgebildeten die Abwesenheit darthun, so war damit der unlösbare Konflikt gegeben, der bis in die neueste Zeit bestehen blieb. Erst durch KEIBEL (A. L. II, 1897) ist die Sachlage aufgeklärt worden dadurch, daß er, wie oben dargelegt, die Frage bei einer Form durch alle Stadien systematisch durchverfolgte und so die temporäre Einschiebung des Mesoderms in den vorher und nachher mesodermfreien Kontaktbezirk nachwies. Im Zeitpunkt sowohl wie in der Dauer dieser Einschiebung scheinen bei verschiedenen Ordnungen und Arten nicht nur, sondern sogar Individuen, nicht unbeträchtliche Variationen vorzukommen, woraus sich erklärt, wie es möglich war, daß sogar bei den gleichen Species die Befunde verschiedener Beobachter differierten.

Inzwischen ist nun eine gewisse Unsicherheit neuerdings wieder in die Frage hereingekommen durch die Publikationen CIRINCIONE's (1897, 1898). Dieser Forscher gelangt ebenfalls zu dem Resultat, daß die mesodermale Zwischenschicht bei Säugetieren zeitweise vorhanden ist und zeitweise fehlt. Er geht aber von der irrtümlichen Vorstellung aus, als ob ihre Anwesenheit der primitive Zustand wäre und erst durch das Andrängen der Augenblase das zwischenliegende Mesoderm verdrängt und der Ektodermkontakt hergestellt würde. Er kennt also nur den zweiten, sekundären Kontakt, und dadurch, daß seine Darstellung diesen von den Befunden des ersten, primären Kontaktes nicht scharf sondert, wird die Verständlichkeit der in manchen Beziehungen anregenden Auseinandersetzungen beeinträchtigt.

---

1) KESSLER citiert in seinem Hauptwerk auch einen 1875 in der Dorpater Naturforschergesellschaft von ihm gehaltenen Vortrag „Ueber Entwickelung des Auges". Derselbe ist jedoch in dem veröffentlichten „Sitz.-Ber. der naturforsch. Ges. zu Dorpat" (Bd. IV, 1875—77) nicht enthalten.

Mensch.

Die Gestalt der Augenblase menschlicher Embryonen ist mit besonderer Sorgfalt von His (1889) untersucht und in seinen ausgezeichneten Modellen embryonaler Gehirne (Friedr. Ziegler, Serie XXII) dargestellt worden. Er knüpft an seine Schilderung der Augenblasenbildung beim Hühnchen an (A. L. III[9], 1868, p. 104, 132), in der er eine Ableitung der Form aus Zugwirkungen bei der Achsenkrümmung des Hirnrohres gegeben hatte. Es ist an dieser Stelle nicht unsere Aufgabe, die ursächlichen Momente des Zustandekommens dieser Krümmung und ihrer Folgen zu erörtern; die thatsächlichen Erscheinungen derselben haben wir oben in der Schilderung der Augenblasenbildung des Hühnchens und weiter auch bei Selachierembryonen in Betracht gezogen, und gezeigt, daß, wie alle Produkte der dorsalen Zone des Hirnrohres, so auch die Augenblasen eine Rotation

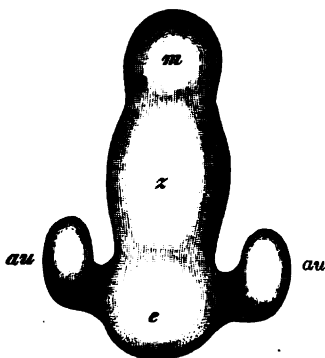


Fig. 187. Dorsalansicht des Gehirns eines menschlichen Embryo der 3. Woche. Nach His (1889). Vergr. ca. 50 : 1. *au* Augenblase. *e* Endhirn. *m* Mittelhirn. *z* Zwischenhirn.

um eine in der Basis des Vorderhirns gelegene imanginäre Achse ausführen. Für die Augenblasen wird diese Wachstumsbewegung in besonderem Maße formbestimmend, weil der distale Pol derselben, durch den Ektodermkontakt festgehalten, der vor- und abwärts gerichteten Verschiebung ihres Wurzelgebietes nicht in gleichem Grade folgt. Dadurch kommt die eigentümlich geschwungene. dorsal- und kaudalwärts gebogene Form zu stande, wie sie durch die Dorsalansicht Fig. 187 veranschaulicht wird. Das Vorderhirn zeigt sich hier bereits deutlich in Zwischenhirn und Endhirn gegliedert. Die Augenblase ist von oben und von hinten her durch einen tiefen Einschnitt abgesetzt, vorn dagegen (im Bilde unten) nur durch eine seichte Einbiegung vom Endhirn geschieden; dabei ist allerdings zu bemerken, daß die Beziehung zu letzterem in dem Bilde näher erscheint, als sie wirklich ist, weil der Hemisphärenteil sich dorsal über den basalen Teil des Zwischenhirns hinüberwölbt und denselben infolge der Hirnkrümmung in der Dorsalansicht ganz verdeckt.

An dem Wurzelteil der Augenblase unterscheidet His den rostralen Rand als „Basilarleiste“, den kaudalen als „Seitenleiste“, welch' letztere dorsalwärts mit der „oberen Wurzelleiste“ zusammenhänge. An der Basalfläche des Vorderhirns zwischen Basilar- und Seitenleiste finde sich frühzeitig eine seichte Grube, die „Augenblasengrube“, welche, schräg von unten her auf die Augenblase übergreifend in kontinuierlicher Weiterentwickelung zur Höhlung des Augenbechers werde. Der untere Zugang der Grube nämlich verenge sich durch Aneinanderrücken der Basilar- und Seitenleiste zu einer schmalen Spalte, die in eine am Augenblasenstiel auslaufende Furche sich fortsetzt.

Diese von His gegebene Schilderung ist in allen Punkten zutreffend. Nur den Zusammenhang der Basilarleiste mit dem Trichterfortsatz des Zwischenhirns, den His wiederholt betont, kann ich nicht

bestätigen. Ich finde bei menschlichen, wie bei anderen Wirbeltierembryonen den rostralen, stärker vortretenden Rand des Augenblasenstieles (His' Basilarleiste) in wesentlich ventral-medialer Richtung in den Vorderhirnboden, die Lamina terminalis im weiteren Sinne, auslaufen. Indem hier die Leiste der einen sich kontinuierlich in die

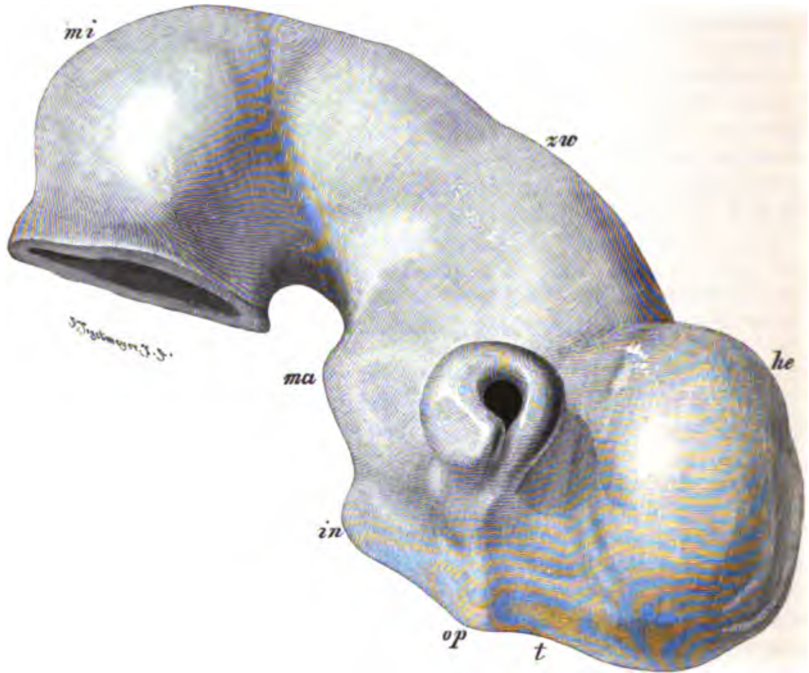


Fig. 188. Mittel- und Vorderhirn eines menschlichen Embryo von Ende der 4. Woche, Ansicht von rechts und unten. Mit Benutzung des Modells von His und Ziegler, Serie XXII, No. 1. Vergr. ca. 37 : 1. *he* Hemisphärenblase. *in* Trichter. *ma* Proc. mamillaris. *mi* Mittelhirn. *op* Torus opticus. *t* Lamina terminalis. *zw* Zwischenhirn.

der anderen Seite fortsetzt, kommt ein querer Wulst zu stande (Fig. 188 *op*), den man Augenstielwulst, Torus opticus, des Vorderhirnbodens nennen könnte. Derselbe ist für die Orientierung nicht unwichtig. Zunächst ist er der äußere Ausdruck einer transversalen Furche, die an der Innenwand des Vorderhirnrohres aus der einen Augenblasenhöhle in die andere quer hinüberleitet, auf dem Medianschnitt den allbekannten Recessus opticus darstellend. Später entsteht in dessen kaudaler Wandung das Chiasma opticum. Die Lage dieses für die Auffassung des Baues des embryonalen Gehirns so wichtigen Punktes ist daher in dem geschilderten Torus opticus schon sehr frühzeitig erkennbar.

III. Das embryonale Auge (Oculus embryonalis).
„Sekundäre Augenblase" der Autoren.

Ich habe oben (p. 158) bereits auseinandergesetzt, warum ich die Bezeichnung „sekundäre Augenblase" für eine unzweckmäßige und ihre Beseitigung für geboten halte. Das blasenartige Gebilde, welches durch die Vereinigung der invertierten Augenblase mit der Linsenblase zu stande kommt[1]) und in dessen Hohlraum der Glaskörper entsteht, zeigt sofort nach seiner Anlage alle morphologisch entscheidenden Kennzeichen des Wirbeltierauges und muß deshalb auch als ein solches bezeichnet werden. Die Unterschiede gegenüber dem ausgebildeten Vertebratenauge sind prinzipiell keine anderen als die, welche jedes embryonale Organ darbietet, und finden, wie mir scheint, ihren treffenden Ausdruck durch die Bezeichnung „das embryonale Auge".

Dieses ist bereits in seinem Entstehen ein kompliziertes Gebilde, und dementsprechend wird auch die Schilderung der an ihm sich abspielenden Entwickelungsvorgänge keine einfache Aufgabe sein. Denn die genannten Bestandteile, welche sich zu seinem Aufbau vereinigen, sind, wenn auch nicht ganz unabhängig voneinander, so doch in ihrer Art selbständige Organanlagen und müssen zunächst jede für sich in ihrer Entwickelung verfolgt werden. Nämlich:

A. **die Linsenblase** (Vesicula lentis) mit a) distaler Wand, die zum Linsenepithel wird, b) proximaler Wand, die zur Masse der Linsenfasern anwächst;

B. **der Augenbecher** (Cupula optica s. Vesicula optica inversa), an welchem zu unterscheiden:

a) Augenbecherhöhle (Antrum cupulae), welche allmählich zum Glaskörperraum des Augapfels (Cavum hyaloideum oculi) wird;

b) Retinalblatt (Lamina inversa cupulae);

c) Pigmentblatt (Lamina externa cupulae);

d) Pupillaröffnung (Os pupillare cupulae);

e) Umschlagsrand (Labrum pupillare cupulae);

f) Augenbecherspalte (Fissura cupulae), *„embryonale Augenspalte"* der Autoren, mit den Spaltenlippen (Labrum fissurale cupulae rostrale et caudale);

g) Stiel des Augenbechers (Pediculus cupulae opticae), in dem später der Sehnerv bei seiner Entstehung seinen Weg nimmt;

C. **der Glaskörper** (Corpus vitreum), mit dessen Besprechung

---

1) Einige neuere Autoren brauchen die Bezeichnung „sekundäre Augenblase" in einem engeren Sinne, nämlich für die eingestülpte Augenblase allein, also als Synonym für Augenbecher. Dieser Gebrauch findet jedoch litterarhistorisch keine Stütze, er ist ein Abusus. Denn REMAK, auf den der Terminus von allen Autoren ausdrücklich zurückgeführt wird, schreibt (1855, p. 34) klar und deutlich, daß die Augenblase sich durch Einstülpung in einen doppelwandigen Napf umwandelt, und daß dieser doppelwandige Napf, „indem er sich bei seiner Erweiterung von der Linse entfernt", wiederum zu einer offenen Blase wird. Der Hohlraum dieser „offenen" sekundären Augenblase REMAK's ist also ganz zweifellos der Raum zwischen Augenbecher und Linse, der spätere Glaskörperraum, nicht aber, wie neuere Autoren irrtümlich annehmen, der ventrikulare Spaltraum in der Augenbecherwandung. Schon der Umstand, daß dieses Mißverständnis möglich war, und daß infolge desselben über den Sinn des Terminus weitverbreitete Unklarheit besteht, macht die Beseitigung desselben dringend wünschenswert.

auch die Schilderungen der Entwickelung der Augengefäße, sowie der beim Schluß der Becherspalte auftretenden Bildungen zu verbinden sind.

A. Entwickelung der Linse.

Von der merkwürdigen Thatsache, daß die Linse des Hühnchens aus einem von der Oberhaut her in die Augenanlage sich einstülpenden Säckchen entsteht, dessen Zugangsöffnung an der Oberfläche des Embryo in der ersten Hälfte des 3. Bebrütungstages längere Zeit offen und wie ein Ductus excretorius für eine feine Sonde durchgängig bleibt — von dieser den Entdecker begreiflicherweise in hohem Grade überraschenden Thatsache hat Huschke (1832, p. 17) Kenntnis gegeben. Nach Huschke's Vorstellung sollte jedoch, worauf schon Kessler (1877, p. 7) und Rabl (1898, II, p. 319) aufmerksam gemacht haben, durch jene Einstülpung zunächst nur die Linsenkapsel gebildet werden, die Substanz der Linse dagegen erst innerhalb derselben als „Absonderung" entstehen. Diese irrtümliche Vorstellung erklärt sich vollauf aus den Anschauungen der präcellulären Epoche, in der Huschke, als er die Entdeckung machte, stand, denn erst 7 Jahre später wurden durch Shhwann (A. L. I, 1839, p. 102) die Linsenfasern und deren Entstehung aus Zellen nachgewiesen. Die prinzipielle Bedeutung, ja, man kann wohl sagen, der Glanz der Huschke'schen Entdeckung werden durch die vom Entdecker an sie geknüpften hinfälligen Betrachtungen ja auch nicht verdunkelt, es ist aber doch von Wichtigkeit, zu betonen, daß richtige Vorstellungen über die Vorgänge der Linsenentwickelung erst beträchtlich später gewonnen worden sind.

Zwar hatte schon C. Vogt (A. L. III^4, 1842, p. 77), indem er die Entdeckung Huschke's nachdrücklich bestätigte[1]), erwähnt, daß die Linsenblase, anfangs aus einer einfachen Zellenlage bestehend, nach der Abschnürung rasch zu einer soliden Kugel aus großen durchsichtigen epidermoidalen Zellen wird, und desgleichen war auch die Erkennung der „Kernzone" in der wachsenden Linse, auf welche bereits eine Bemerkung Bischoff's (A. L. II, 1842, p. 226) hinzielte und die durch H. Meyer (1851) klargestellt wurde, ein Schritt vorwärts. Aber erst Remak (A. L. III^9, 1855, p. 34. 91) gab eine zutreffende Schilderung des Gestaltungsprozesses, wies nach, daß die distale Wand des Linsenbläschens das Epithel, die proximale Wand die Linsenfasern liefert, und zeigte, wie die vom Rande her erfolgende Faserbildung die Entstehung der Meyer'schen „Kernzone" bedingt.

Die zahlreichen nachfolgenden Untersucher haben die Remak'schen Angaben im großen und ganzen bestätigt und im einzelnen weiter ausgeführt, in besonders erfolgreicher Weise Kessler (1877) und C. Rabl (1898, 1899, 1900).

Unsere gegenwärtigen Anschauungen über die Entwickelung der Linse ruhen ganz wesentlich auf den zuletzt genannten Arbeiten von Rabl, welche in überaus fruchtbarer Vereinigung von entwickelungsgeschichtlicher und anatomisch-physiologischer Forschung unsere Kenntnisse nach Breite und Tiefe beträchtlich ausgedehnt haben. Rabl

1) Diese Bestätigung war, da sie sich auf einen Knochenfisch bezog, allerdings insofern irrtümlich, als die Zugangsöffnung des Linsensäckchens hier während des ganzen Entwickelungsvorganges durch die oberflächliche Zellenlage des Ektoderms, die sog. „Deckschicht", verschlossen bleibt. Dies dünne Häutchen war von C. Vogt, da er an unversehrten, frischen Embryonen untersuchte, infolge der Transparenz desselben, nicht gesehen, im übrigen der Prozeß aber richtig beobachtet worden.

studierte die Entwickelung der Linse bei Selachiern, Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugetieren.

Wie oben bei der Besprechung der Augenblase, so will ich auch hier die **Sauropsiden** voranstellen, nicht sowohl weil an Vogelembryonen zuerst und am häufigsten beobachtet worden ist, sondern hauptsächlich deshalb, weil gerade bei Sauropsiden, Reptilien sowohl wie Vögeln, die Vorgänge der Linsenentwickelung besonders klar liegen. An ihnen können wir die allgemein zu grunde liegenden Züge unschwer erkennen und vorführen, und es wird auch weiterhin durch den Vergleich mit ihnen leichter sein, die Besonderheiten der anderen Klassen richtig aufzufassen.

Reptilien.

Fig. 189 demonstriert die Linsenentwickelung bei der Eidechse an übereinstimmend orientierten Schnitten verschiedener Stadien.

Die erste Andeutung einer Linsenplatte als eine ebene, von der Umgebung nicht scharf abgegrenzte Verdickung des Ektoderms über der distalen Wölbung der Augenblase hat Rabl bei einem Em-



Fig. 189. Linsenentwickelung von Lacerta agilis. Nach Rabl. No. 1—6 Vergr. 145 : 1, No. 7 Vergr. 90 : 1. Entwickelungsgrad der Embryonen: No. 1 24 Urwirbel; No. 2 27 Urwirbel; No 3 28 Urwirbel; No. 4 29 Urwirbel; No. 5 33 Urwirbel; No. 6 48 Urwirbel, Körperlänge (im Bogen gemessen) 7—8 mm; No. 7 Körperlänge (im Bogen) 22 mm.

bryo mit 15 Urwirbeln gesehen, welcher bereits eine mäßig tiefe Riechgrube und eine sehr tiefe, aber noch weit offene Gehörgrube besaß.

Die Einsenkung der Linsenplatte zur Bildung der Linsengrube beginnt wahrscheinlich bei Embryonen, deren Urwirbelzahl gegen 20 beträgt, wie ein solcher in diesem Handbuch, Bd. I, Abt. 2, p. 84, Fig. 30e abgebildet ist.

Bei einem Embryo mit 23 Urwirbeln fand Rabl schon eine ziemlich tiefe Linsengrube, und im Stadium von 24 Urwirbeln bot diese das Bild von No. 1 in Fig. 189. Die Grube ist ein wenig dorsalwärts gerichtet; ihre Wand ist im Vergleich mit dem umgebenden Ektoderm sehr mächtig, doch ist aus der basalen Lage der ruhenden Kerne und aus dem Umstand, daß die dem Lumen genäherten Kerne mitotisch verändert sind, zu schließen, daß das Epithel trotz seiner Höhe doch einschichtig ist. Und so bleibt es auch; im ganzen Verlauf der Entwickelung besteht die Wand des Linsenbläschens aus einfachem Cylinderepithel.

Bei einem Embryo mit 27 Urwirbeln (Fig. 189, No. 2) erscheint das Säckchen größer und weiter, dabei immer noch ein wenig dorsalwärts gerichtet; die Ränder nähern sich einander, so daß sich die Wand des Säckchens in einen spitzen Winkel zu dem Ektoderm der Umgebung stellt.

Bei Embryonen mit 28 Urwirbeln (Fig. 189, No. 3) legen sich die Ränder völlig aneinander, das Säckchen schließt sich; und sofort schon bei Embryonen mit 29 Urwirbeln (Fig. 189, No. 4) löst sich das geschlossene Linsenbläschen vom Ektoderm ab. Auch das Gehörbläschen ist in diesem Stadium schon vom Ektoderm getrennt.

Zunächst bewahrt das abgeschnürte Linsenbläschen die eckige Gestalt von No. 4 mit ausgedehnter Berührungsfläche am geschlossenen Ektoderm, bei Embryonen mit 33 Urwirbeln dagegen war das Bläschen kugelig geworden und bot im Schnitt das Bild von No. 5; das Lumen hat sich merklich vergrößert, die Wand dagegen ist eher dünner als dicker geworden.

Bald darauf nun beginnen die Zellen der proximalen (dem Augenbecher zugekehrten) Wand des Linsenbläschens sich zu verlängern, was zur Folge hat, daß schon im Stadium von 40 und noch deutlicher im Stadium von 47—48 Urwirbeln, d. h. bei Embryonen, wie der in diesem Handb., Bd. I, Abt. 2, p. 84, Fig. 30g abgebildete, die proximale Wand ein in das Lumen des Bläschens vorspringendes Polster bildet, wie der in Fig. 189, No. 6 abgebildete Schnitt es zeigt. Das Lumen wird dadurch mehr und mehr verengt, so daß es im Schnitt die abgebildete mondsichelförmige Gestalt annimmt.

Die distale Wand ist ein hohes Cylinderepithel mit auffallend dicht gedrängten Zellen; auch jetzt noch finden sich in dieser Wand sehr zahlreiche, der Lumenoberfläche des Epithels genäherte Mitosen. Die proximale Wand besteht aus den zu Fasern ausgewachsenen, konzentrisch übereinander gelagerten Epithelzellen; Mitosen kommen in dieser Linsenfaserwand von jetzt ab nicht mehr vor. Es sind zweierlei Gruppen von Linsenfasern zu unterscheiden: 1) die Centralfasern mit teilweise rundlichen, schwach tingierbaren Kernen, diese Fasern sind alle ungefähr gleich lang und bilden eine rundlich-spindelförmige Binnenmasse der Linse; 2) peripherische Faserlagen mit länglichen, stark tingierbaren Kernen, diese Fasern sind nicht gleich lang, sie

stoßen mit ihren basalen Enden in einer an der proximalen Oberfläche der Linse gelegenen Nahtfurche wechselseitig aufeinander, nach der Peripherie zu werden sie kürzer und schließen sich ein wenig hinter dem Aequator der Linse, ohne deutliche Grenze an das Cylinderepithel der distalen Wand an.

Dieser Bau der Linsenfaserwand ist an Schnitten von älteren Embryonen noch deutlicher zu unterscheiden. Fig. 189, No. 7 giebt bei schwächerer Vergrößerung den Durchschnitt der Linse eines Embryo von 22 mm Körperlänge (im Bogen über den Rücken gemessen) und zeigt einen beträchtlich vorgeschrittenen Entwickelungszustand, indem die Linsenfaserwand nunmehr deutlich zur eigentlichen Masse der Linse geworden ist. Die Centralfasern bilden eine rundliche Binnenmasse, sie enthalten zwar noch durchweg Kerne, dieselben sind aber in Rückbildung begriffene, schwach tingierbare kleine Kügelchen; die peripherischen Fasern dagegen zeigen wohlerhaltene, nach dem Rande zu immer kräftigere, langgestreckte Kerne, welche in einem gewissen Abstand hinter dem Aequator an die Kernreihe des Epithels der distalen Bläschenwand anschließen.

Das Epithel der distalen Linsenblasenwand nun zeigt hier eine Besonderheit, die Anlage eines epithelialen Organes, das keine allgemeine Bedeutung besitzt, sondern nur den Sauropsiden, diesen aber mit Ausnahme der Ophidier allgemein zukommt, nämlich des höchst wahrscheinlich der Accommodation dienenden „Ringwulstes“ oder der „Radiärfasern“ (Leuckart 1876, p. 260). Das Querschnittsbild in No. 7 zeigt, daß das Linsenepithel in solchen älteren Reptilienembryonen in der Mitte der Vorderfläche am dünnsten ist; gegen die Peripherie wird es allmählich dicker, und seine Zellen erreichen etwas vor dem Aequator ihre größte Höhe. Hinter dem Aequator nimmt die Höhe der Zellen wieder allmählich ab, bis sie schließlich in die Linsenfasern übergehen. Wie nun die spätere Entwickelung lehrt, stellt jene verdickte Zone des Epithels eben die Anlage des Ringwulstes dar, welcher in der gleichen Orientierung, d. h. am Rande der vorderen Hemisphäre als eine im Querschnitt halbmondförmige Verdickung auch der ausgebildeten Linse der Saurier aufgelagert ist.

Wenn wir von dieser Besonderheit absehen, so entrollt der geschilderte Entwickelungsgang der Reptilienlinse ein recht übersichtliches Bild, welches sich als erste Grundlage für die Auffassung der Linsenbildung überhaupt sehr gut eignet. Hierzu kommt noch eine weitere Bemerkung in betreff des umgebenden mesodermalen Gewebes.

Wie Fig. 189 sehr deutlich zeigt, befindet sich das Ektoderm im Gebiet der Linsenbildung in unmittelbarer Berührung mit der Oberfläche der Augenblase, welche sich gleichzeitig zum Augenbecher umgestaltet. Das Mesoderm hält sich so weit von der Linsenanlage entfernt, daß sogar die Außenfläche des Augenbechers in großer Ausdehnung noch dem Ektoderm anliegt.

Bis zur Abschnürung des Linsenbläschens, d. h. bis zu dem zwischen No. 3 und No. 4 der Abbildung gelegenen Stadium, schmiegt sich das Säckchen an die konkave Fläche des Augenbechers innig an. Von da ab entfernen sich beide allmählich voneinander, so daß sich schon bei Embryonen mit 33 Urwirbeln (No. 5) ein ziemlich beträchtlicher Abstand zwischen beiden findet, welcher jedoch noch durchaus frei von Zellen ist. Nun erst wird dies anders. Bei Embryonen mit gegen

40 und mehr Urwirbeln (No. 6) sind ziemlich zahlreiche mesodermale Zellen in dem Raum zwischen Linse und Augenbecher anzutreffen, und einzelne auch zwischen Linse und Ektoderm.

Vögel.

Wie zu erwarten, zeigt die Entwickelung der Linse bei Vögeln eine weitgehende Uebereinstimmung mit derjenigen bei Reptilien.

Rabl gründet die Untersuchung in erster Linie auf Entenembryonen und zieht zum Vergleich die Befunde am Hühnchen heran. Wir wollen dagegen das leichter und allgemeiner erreichbare Objekt voranstellen, was noch einen weiteren Vorteil gewährt. Die große Zahl nämlich der über die Hühnchenentwickelung vorliegenden Untersuchungen bietet Gelegenheit, von dem Umfang der individuellen Variationen in der Entwickelungshöhe und in der Koincidenz des Ausbildungsgrades verschiedener Organsysteme eine Vorstellung zu gewinnen. Es zeigt sich hierbei, daß alle Altersbestimmungen unsicher sind, sowohl die Angabe der Zahl der vorhandenen Urwirbel, welcher Rarl den Vorzug giebt, wie auch die Körperlänge oder die Entwickelungsdauer (Bebrütungszeit); zwar sind alle diese Angaben unentbehrlich, aber sie haben nur relativen Wert, d. h. sie gelten innerhalb eines mehr oder weniger großen Spielraumes.

So findet sich die erste Andeutung einer Linsenplatte als nicht abgegrenzte Verdickung des Ektoderms über der Wölbung der Augenblase (siehe oben Fig. 166 und 167) nach Rabl bei Hühnerembryonen mit 20 Urwirbeln. Das kann zutreffen. Die Tabellen von Keibel und Abraham (A. L. II, 1900) zeigen aber, daß sich der gleiche Befund auch vorfinden kann bei 18, bei 19 und bei 21 Urwirbeln; dabei kann die Körperlänge (größter Durchmesser) zwischen 4 und 6 mm und die Bebrütungszeit zwischen 42 und 50 Stunden variieren.

Man wird also nur sagen dürfen: der Beginn der Linsenbildung fällt beim Huhn auf Ende des 2. oder Anfang des 3. Brüttages, in eine Entwickelungsperiode, in der der ungefähre größte Durchmesser von 4 zu 6 mm, die Urwirbelzahl von 18 zu 21 variiert, und die Gehörgruben zwar schon tief, aber noch weit offen sind.

Der nächste Schritt in der Entwickelung ist nun, daß die Linsenplatte bei fortschreitender Verdickung beginnt sich einzusenken in genauem Anschluß an die zur Bildung des Augenbechers sich einstülpende distale Wand der Augenblase.

Fig. 190 zeigt dieses Stadium in einem Schnitt, dessen Lage aus dem Atlas von Duval (A. L. II, 1889, Fig. 303, Schnitt 307) vollkommen ersichtlich ist; es ist ein Querschnitt, aber infolge der Kopfkrümmung trifft er Vorder- und Mittelhirn der Länge nach und die Augenblase in ihrem dorsalen, den Stiel frei überragenden Teil. Die Linsenplatte (*l*) geht an ihrem kaudalen Rand (in der Abbildung nach oben zu) noch ohne Grenze in das umgebende Ektoderm über, am rostralen Rande dagegen (im Bild unten) ist die Abgrenzung durch einen an der basalen Fläche einspringenden stumpfen Winkel schon leise angedeutet. Der Schnitt liegt etwas oberhalb der Mitte der ganzen Linsenplatte und trifft diese in der Gegend ihrer größten Dicke von durchschnittlich 0,038 mm. Die Einsenkung der Oberfläche, hier kaum merklich, wird in den zwei dorsalwärts folgenden Schnitten der Serie entschiedener; sie ist im Präparat deutlicher, weil die Zell-

grenzen des Epithels (die im Photogramm noch erkennbar, in der Autotypie aber ganz verschwunden sind) radiär zur Einsenkung stehen. Durch die Zellgrenzen erhält man am Präparat auch die Ueberzeugung,

Fig. 190.



Fig. 191.



Fig. 190. Querschnitt durch die Augenanlage eines Hühnerembryo vom Ende des 2. Brüttages, 21 Urwirbel. Präp. von M. HEIDENHAIN. Vergr. 100 : 1. *au* Augenblase, *p* proximale Wand, *r* distale Wand derselben. *l* Linsenplatte. *v* Vorderhirn.

Fig. 191. Querschnitt durch die Augenanlage eines Hühnerembryo vom Ende des 2. Brüttages. Präp. von M. HEIDENHAIN. Vergr. 100 : 1. *au* Rest des Lumens der Augenblase. *l* Linsengrube. *v* Vorderhirn.

daß das Epithel einschichtig ist; es besteht aus sehr schmalen und langen Cylinderzellen, so dicht gedrängt, daß die Kerne sich in mehreren Lagen übereinander ordnen müssen; die Kerne bleiben aber doch wesentlich in der basalen Zone, einzelne sind der freien Oberfläche genähert, diese zeigen aber die Kennzeichen mitotischer Veränderung, gehören also Zellen an, die, wie es für das einfache Cylinderepithel typisch ist, zum Zweck der Teilung emporgerückt sind. Ich kann demnach die Befunde RABL's in dieser Frage durchaus bestätigen gegenüber den Angaben früherer Autoren, welche die Linsenplatte des Hühnchens als geschichtetes Epithel beschrieben haben. Die Linsenplatte reicht, allmählich verdünnt, dorsalwärts bis in die Höhe des Gipfels der Augenblase, hier ohne deutliche Grenze in das Ektoderm der Umgebung übergehend. Die Abgrenzung ist also vorläufig nur am rostralen Rande vollzogen.

Die Entwickelung geht nun in ziemlich raschem Tempo weiter. Es folgt zunächst ein Stadium mit tief eingesenkter, aber noch weit offener Linsengrube; dasselbe findet sich bei Hühnerembryonen, bei denen der ungefähre größte Durchmesser von 5 zu

7 mm, die Urwirbelzahl von 22 zu 25 und die Bebrütungszeit von 46 zu 52 Stunden variiert, wie ein solcher in diesem Handb., Bd. 1, Abt. 2, p. 98, Fig. 37f abgebildet ist.

Fig. 191 zeigt dieses Stadium in einem Querschnitt der Augenanlage, dessen Orientierung aus Duval's Atlas, Fig. 315, Schnitt 317 ungefähr zu entnehmen ist. Die Linsenplatte, deren Epithel noch deutlicher als früher die erwähnten Kennzeichen des dichtgedrängten, aber einfachen Cylinderepithels erkennen läßt, ist weiter verdickt zu einer durchschnittlichen Dicke von 0,045 mm, sie ist an beiden Rändern deutlich abgegrenzt durch einen an der basalen Fläche scharf einspringenden Winkel. Die Einsenkung an der freien Oberfläche ist nicht ganz symmetrisch gestaltet, sondern so, daß ihre Achse eine schwache Krümmung zeigt, die Spitze der Einsenkung ein wenig dorsal- und rostralwärts (im Bilde nach oben zu) gerichtet. Die Konvexität der basalen Grenzfläche ist annähernd kugelig geformt und paßt genau in die Konkavität des Augenbechers. Zwischen beiden liegt ein Spaltraum, der wahrscheinlich durch Retraktion der Gewebe bei der Fixierung diese Weite erhalten hat; denn ungefähr in der Mitte des Raumes findet sich im Präparat ein feines Häutchen (in der Autotypie nicht erkennbar), das ganz so aussieht, als ob es der Ausguß des ursprünglichen feinen Spaltes wäre zwischen den beiden aneinander gelegenen Flächen. Dieser Spaltraum, wie überhaupt die ganze Umgebung der Linsengrube ist frei von mesodermalen Elementen, so weit, daß auch der Umschlagsrand des Augenbechers dem Ektoderm noch in breiter Ausdehnung unmittelbar anliegt.

Bei der weiteren Entwickelung des Linsensäckchens entfaltet die dorsal-rostrale Partie desselben ein stärkeres Wachstum als die ventrale, sie buchtet sich infolgedessen in der entsprechenden Richtung tiefer hinein, während gleichzeitig der rostrale und besonders der dorsale Rand abwärts drängt. Dadurch wird die vorher trichterförmig weit offene Grube zu einer Blase mit geräumigem Lumen und enger Zugangsöffnung und repräsentiert so ein sehr bestimmt charakterisiertes Stadium (Fig. 192), welches sich bei der Mehrzahl der Embryonen relativ lange erhält, bis es durch Schluß der Oeffnung sein Ende findet.

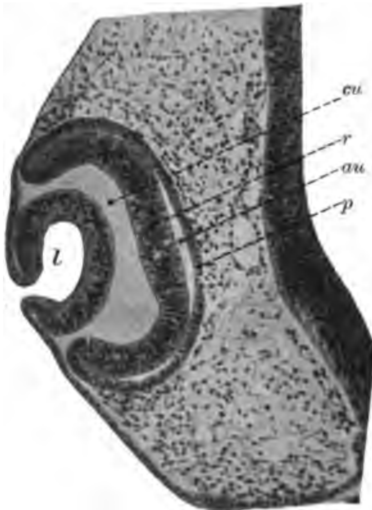


Fig. 192. Querschnitt der Augenanlage eines Hühnerembryo aus der Mitte des 3. Brüttages. Präp. von M. Heidenhain. Vergr. 100:1. *l* Lumen des Linsensäckchens. *cu* Augenbecherhöhle. *r* Retinalblatt. *au* Sehventrikel. *p* Pigmentblatt.

Es ist dies jenes klassische Stadium, an welchem Huschke (1832) seine berühmte Entdeckung machte, indem er unter der Lupe am unversehrten Embryo ein Haar durch die Oeffnung in das Lumen des Linsensäckchens einführte.

Dieses Stadium findet sich bei Hühnerembryonen, wie sie zwischen

den Figuren f und g (dies Handb., Bd. I, 2, p. 98) einzuordnen wären, deren größter Durchmesser von 5 zu 7 mm, deren Urwirbelzahl von 25 zu 32, und deren Bebrütungszeit gar von 48 zu 70 Stunden variiert. Nahezu im ganzen Verlauf des 3. Tages darf man also erwarten, ein Linsensäckchen mit offenem Porus anzutreffen. Schon REMAK (1855, p. 34) hat angegeben, daß das Bläschen um die 70. Stunde in der Regel abgeschnürt, die Oeffnung verschwunden sei.

Fig. 192 zeigt das Stadium an einem Schnitt, der, rechtwinklig zur Achse des Zwischenhirns geführt, Augenanlage und Oberkieferfortsatz in dorso-ventraler Richtung durchsetzt und den Linsenporus in seiner charakteristischen Lage zur Anschauung bringt, nicht in der Mitte der distalen Wand des Bläschens, sondern ventral verschoben. Die Grenze, wo distale und proximale Wand ineinander übergehen, ist noch nicht markiert, auch kann ich eine Dickendifferenz der beiden Wände, wie sie von einigen Autoren schon in diesem Stadium gefunden wurde, an den mir vorliegenden Präparaten nicht bestätigen. Beides wird deutlich mit dem Eintritt des folgenden Stadiums, d. h. mit dem Abschluß der Eingangsöffnung des Säckchens.

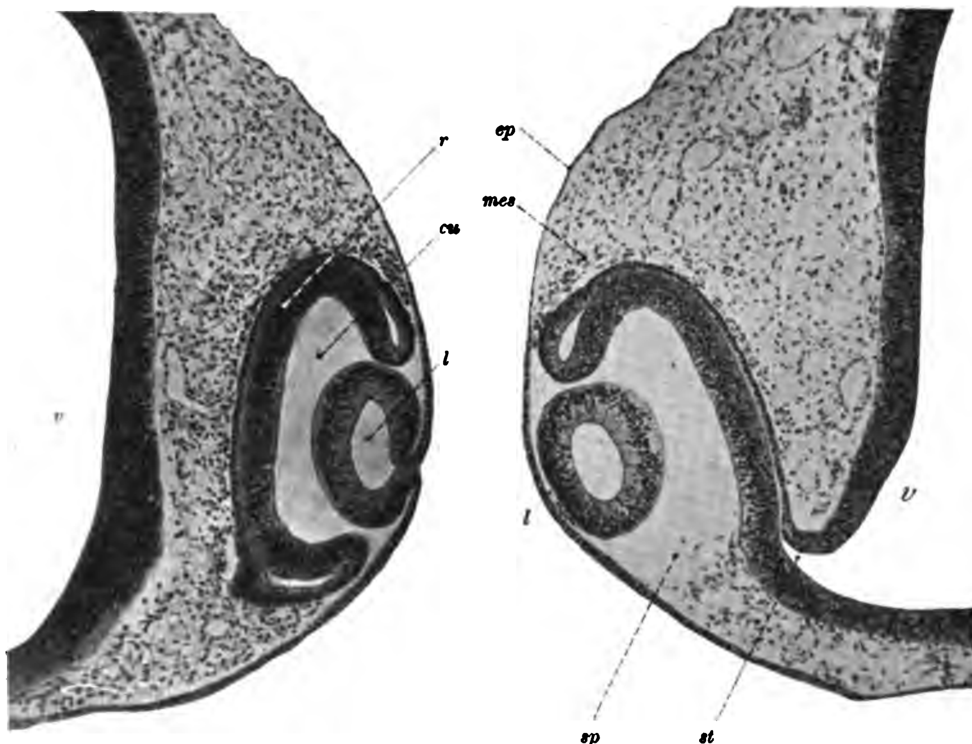


Fig. 193. Querschnitt der Augenanlage eines Hühnerembryo aus dem letzten Drittel des 3. Brüttages. Präp. von M. HEIDENHAIN. Vergr. 100 : 1. *l* Lumen des Linsenbläschens. *cu* Augenbecherhöhle. *r* Retinalblatt. *v* Zwischenhirn.

Fig. 194. Durchschnitt durch die Augenanlage eines Hühnerembryo vom Ende des 3. Brüttages. Präp. von M. HEIDENHAIN. Vergr. 100 : 1. *l* Stelle, an der die Abschnürung des Linsenbläschens erfolgt ist. *ep* Epidermis. *mes* mesodermales Gewebe. *sp* Spalte des Augenbechers. *st* Stiel des Augenbechers. *v* Ventrikel des Zwischenhirns.

Dies zeigt Fig. 193, ein dem vorigen entsprechend orientierter Durchschnitt der Augenanlage in dem Zustand, wo sich die Ränder des Linsenporus gerade vereinigt haben, in den vereinigten Epithellippen aber der kontinuierliche Zusammenhang des Linsenepithels mit dem Ektoderm eben noch erkennbar ist. Dieses Stadium findet sich bei Hühnerembryonen, deren Urwirbelzahl von 31 zu 34, und deren Bebrütungszeit von 62 zu 73 Stunden variiert, am häufigsten indessen ungefähr zwischen 65. und 70. Bebrütungsstunde bei Embryonen mit 33 Urwirbeln. Um dieselbe Entwickelungszeit leitet sich auch am Gehörbläschen die Abschnürung vom Ektoderm ein. Das Bild der Embryonen dieses Alters zeigt Fig. g (dies Handb., Bd. I, Abt. 2, p. 98).

Ist der Schluß des Porus einmal in der in Fig. 193 wiedergegebenen Weise eingetreten, so scheint die Ablösung des geschlossenen Linsenbläschens sich sehr rasch anzuschließen. Denn ziemlich häufig sind Embryonen angetroffen worden, bei denen der diesbezügliche Befund auf den beiden Körperseiten verschieden, auf der einen Seite das Bläschen isoliert, auf der anderen der Stiel noch erhalten war.

Bemerkenswert ist dabei die zuerst von KESSLER (1877, p. 8. 52) klar gewürdigte Thatsache, daß bei der Trennung eine gewisse Zahl von Zellen weder der Linse noch der Epidermis einverleibt wird, sondern unbenutzt zwischen beiden liegen bleibt (siehe Fig. 194). Das Linsenbläschen gewinnt bei der Abschnürung in der Regel rascher eine scharfe Kontur, während an der Basalfläche des Ektoderms längere Zeit eine Spur bleibt. Die zwischen beiden unbenutzt liegen bleibenden Zellen des Stieles zeigen alsbald Kennzeichen der Degeneration und gehen später spurlos zu Grunde.

Mit der Abschnürung des Linsenbläschens beginnt nun die Periode der eigentlichen Linsenbildung, d. h. der Entstehung der Masse der Linsenfasern aus der proximalen Wand des Bläschens durch ganz ähnliche Vorgänge, wie sie oben für Lacerta beschrieben wurden.

Das erste ist, daß die beiden Hälften der Bläschenwand ungleich dick werden.

In Fig. 192 ist die Wanddicke noch überall ungefähr 0,04 mm, sofort nach dem Abschluß dagegen, in Fig. 193, mißt die proximale Wand ungefähr 0,055 mm, während die distale unverändert geblieben ist, und es wird ein Umbiegungsrand, ein primitiver Aequator, erkennbar, an welchem die dickere proximale gegen die dünnere distale Wand sich absetzt.

In Fig. 194 ist die proximale Wand wiederum dicker geworden, doch hat sie ihre konkave Oberfläche gegen das Lumen vorläufig noch bewahrt, so daß dies letztere noch seinen gleichmäßig ovalen Querschnitt darbietet.

Nun erst (Fig. 195) beginnt in der proximalen Wand jene Streckung der Epithelzellen[1]), das sog. Auswachsen derselben zu Linsenfasern und damit die polsterartige Vorwölbung der proximalen Wand, durch die das Lumen mehr und mehr einen nach vorn (distalwärts) konvexen, mondsichelförmigen Querschnitt erhält. Dabei bewahrt die distale Wand anfangs noch ihre Dicke, später geht diese auch absolut zurück.

1) Von mehreren Autoren ist die polsterartige Verdickung der proximalen Wand schon früher, einige Male bereits bei noch offener Linsengrube angetroffen worden. Ich halte diesen Befund jedoch für eine Abweichung von der Regel.

Dieser Vorgang nimmt mehrere Bebrütungstage in Anspruch, beim Hühnchen die ganze Dauer des 4. und 5. und in der Regel wohl auch noch den größten Teil des 6. Tages, und endet damit, daß die proximale, nunmehr die Linsenfaserwand sich an die distale, die Linsenepithelwand innig anlegt, zuerst in der Mitte, dann fortschreitend auch nach der Peripherie zu, und daß das Lumen der Linsenblase dadurch nach und nach ganz verschwindet. Dabei geht neben der Umgestaltung ein kräftiges Wachstum der Linse einher, welches mehrfach das Erstaunen der Beobachter erregt hat wegen der Abwesenheit ernährenden Gewebes in der Nachbarschaft.

Fig. 195 zeigt die Linse zu Anfang der betreffenden Periode, von

Fig. 195. Fig. 196.

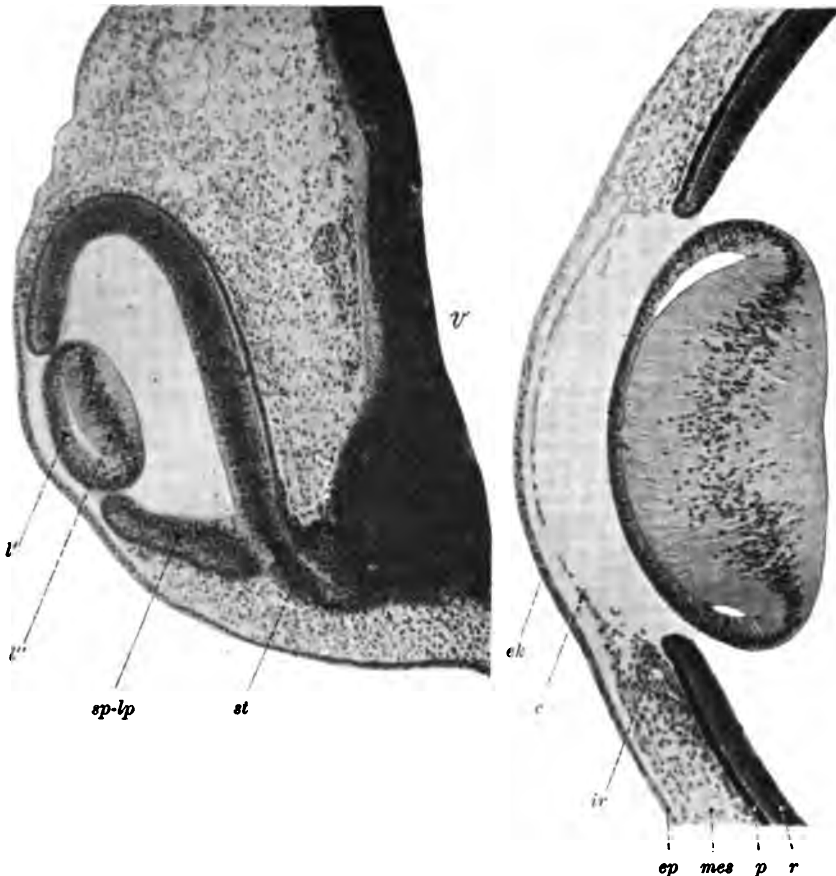


Fig. 195. Durchschnitt durch die Augenanlage eines Hühnerembryo aus dem Anfang des 4. Brüttages. Präp. von M. Heidenhain. Vergr. 100 : 1. *l'* distale Wand. *l''* proximale Wand der Linsenblase. *sp-lp* Lippe der Augenbecherspalte. *st* Stiel des Augenbechers. *v* Wand des Zwischenhirns.

Fig. 196. Durchschnitt der Linsengegend eines Hühnerembryo aus der zweiten Hälfte des 5. Brüttages. Präp. von M. Heidenhain. Vergr. 100 : 1. Die Linse ist aus ihrer natürlichen Lage proximalwärts gerückt. *ek* Ektoderm. *c* Mesoderm der Cornea. *ir* Iris. *ep* Epidermis. *mes* Bindegewebe der Bulbuswand. *p* Pigmentblatt. *r* Retinalblatt des Augenbechers.

einem Embryo mit ungefähr 40 Urwirbeln aus dem Anfang des 4. Tages, der zwischen die Abbildungen h und i (dies Handb., Bd. I, Abt. 2, p. 98) einzuordnen sein würde; die Linse mißt in der Aequatorialebene 0,21 mm, in der Achse 0,12 mm, die Dicke der Linsenfaserwand beträgt hier 0,08 mm, die der Epithelwand 0,03 mm, der Durchmesser des Lumens noch ungefähr 0,01 mm.

Dagegen zeigt Fig. 196 bei gleicher Vergrößerung eine Linse aus der zweiten Hälfte des 5. Tages, von einem Embryo, wie ihn Fig. 1 (Bd. I, Abt. 2, p. 98) wiedergiebt; hier beträgt der Aequatorialdurchmesser 0,57 mm, die Achse 0,29 mm, das Dickenverhältnis aber der Linsenfaserwand mit 0,272 mm zu der Epithelwand mit 0,018 mm ist wie 15 : 1.

Vollständig scheint übrigens das Lumen der Linsenblase zunächst noch nicht zu verschwinden, sondern in der Peripherie bleibt ein kleiner, sehr variabler Rest bis in den 10. Bebrütungstag oder wohl auch noch länger erhalten, wobei allerdings zu bemerken, daß die Frage vorläufig unerledigt ist, inwieweit hier ein Zustand des lebenden Organs zur Beobachtung kommt, oder etwa Quellungs-, bezw. Schrumpfungsdifferenzen der beiden Wände bei der Fixierung formverändernd auf die Präparate gewirkt haben..

Es kommt hier noch weiter in Betracht, daß wie bei den meisten Reptilien, so auch bei allen Vögeln im peripherischen Teil der Linsenepithelwand der Randwulst oder Ringwulst („Radiärfasern" der ältern Autoren) sich entwickelt Nach RABL ist der Beginn dieses Vorganges auf den 8. bis 9., bei der Ente, entsprechend ihrem im allgemeinen langsameren Entwickelungstempo auf den 10. bis 12. Bebrütungstag zu verlegen.

Maße der Linse in Millimetern.

Alter des Embryo	Aequatorialer Durchmesser	Achse	Dicke des Eithels: am vorderen Pol	in der Mitte des Ringwulstes	an der Epithelgrenze
8 Tage	1,32	0,70	0,012	0,064	0,050
$9^1/_4$ „	1,45	0,82	0,008	0,076	0,047
$13^5/_6$ „	1,92	1,15	0,008	0,086	0,042
$21^1/_6$ „	2,55	1,70	0,007	0,176	0,055

Aus der obenstehenden Tabelle der von RABL zusammengestellten Maße ergiebt sich, neben der allmählichen Abnahme des Linsenepithels am vorderen Pol, auch der Gang der Ringwulstentwickelung an der vom 8. Tage ab rasch anwachsenden Verdickung des Epithels an der betreffenden Stelle. Die Schwankungen der Epitheldicke hinter dem Ringwulst an der Grenze des Epithels gegen die Linsenfasern haben keine Bedeutung, diese Maße sind nur hinzugefügt, um die hintere Begrenzung des Wulstes anzudeuten.

Auch im Ringwulst verlängern sich die Epithelzellen zu so schlanken Fasern, daß die dicht gedrängten Kerne nicht mehr in einer Höhe nebeneinander Platz finden; sie liegen im allgemeinen der basalen (äußeren) Seite näher als der Lumenseite. Und diese Ringwulstfasern lassen, ebenfalls wie die Linsenfasern, auch eine polare Differenzierung erkennen, jedoch umgekehrt wie jene, sie färben sich nämlich, wie RABL hervorhebt, in ihrem basalen Teile intensiver, die Linsenfasern dagegen in ihrem, dem Lumen zugekehrten, freien Teile.

Es erübrigt nun noch, das Endergebnis der Linsenfaserbildung ins Auge zu fassen, wie es im Bau des ausgebildeten Organs zum Ausdruck kommt.

Rabl's Untersuchungen haben hier bekanntlich zwei verschieden angeordnete Bestandteile aufgedeckt: die Centralfasermasse und die Masse der Radiärlamellen, zwischen beiden eine mehr oder weniger dünne Uebergangszone. Die Centralfasermasse in der Linse des ausgewachsenen Huhnes hat im ganzen eine kugelige oder in die Linsenachse orientierte ellipsoidische Form und besteht aus unregelmäßig gestalteteten, stellenweise spindelförmig aufgetriebenen, verhältnismäßig dicken Fasern von rundlichem oder polygonalem Querschnitt wechselnder Größe; die Zellkerne sind verschwunden[1]) ohne färbbare Reste zurückgelassen zu haben, doch findet sich ungefähr in der Mitte der Fasern häufig ein heller Raum von ovaler Begrenzung, der als Spur des verschwundenen Kernes gedeutet werden darf. Nach außen schließt sich an diese Centralfasermasse ohne scharfe Grenze die Uebergangszone an: die im Centralgebiet völlig regellos nebeneinander liegenden Fasern ordnen sich da und dort zu radiär stehenden Reihen, die zunächst ziemlich unregelmäßig, schräg gestellt, verbogen, unterbrochen oder geteilt erscheinen, aber doch erkennbar sind, besonders auch daran, daß die sie zusammensetzenden Fasern mehr oder weniger deutlich den Querschnitt sechsseitiger Prismen darbieten, der je weiter nach außen desto deutlicher zum Ausdruck kommt. Wiederum ohne scharfe Grenze geht diese Uebergangszone über in die vollkommen regelmäßig angeordnete Region der von Rabl sog. Radiärlamellen, d. h. dünner Blätter, deren jedes aus einer einzigen Reihe genau aufeinander gepaßter, mit ihren breiten Flächen sich berührender Linsenfasern besteht und als genau orientierter Kugelausschnitt mit äußerst spitzem Mittelpunktswinkel von der Tiefe der Uebergangszone bis zur Oberfläche der Linsensubstanz an der Linsenkapsel reicht. Aus diesen Radiärlamellen also ist weitaus die Hauptmasse der ausgewachsenen Linse aufgebaut. Von dem Aequatorialdurchmesser von 5,69 mm, den Rabl an der Linse des Huhnes gemessen hat, entfällt nur 1,0 mm auf Central- und Uebergangsmasse; diesen winzigen Kern umgiebt die radiärblätterige Hauptmasse in einer Lage von 2,345 mm.

Ueberblicken wir nun von diesem Standpunkt der Kenntnis des fertigen Organs aus noch einmal die Entwickelung der Linse an der Hand der hier folgenden Zusammenstellung einer Reihe von Rabl mitgeteilter Maße aus verschiedenen Stadien, so ergiebt sich folgendes.

Aequatoriale Durchmesser in Millimetern.

Alter des Embryo	Linse	Centralfasern	Uebergangszone	Radiärlamellen
6 Tage	0,83	—	—	—
7 Tage	1,00 (Epithel ordnet sich zu meridionalen Reihen)	—	—	—
8 Tage	1,32	0,80	0,10	0,12
ausschlüpfend	2,55	0,80	—	0,60
erwachsen	5,69	0,80	0,10	2,345

1) Am 10. Tage, also ungefähr um die Mitte der Bebrütungsdauer haben noch alle Linsenfasern Kerne; in der Linse des ausschlüpfenden Hühnchens haben die Centralfasern ihre Kerne bereits verloren (Rabl).

1) Die Centralfasermasse ist das Produkt der primären Linsenfaserbildung während der Dauer des 4., 5. und 6. Bebrütungstages, denn zu Ende des 6. Tages besitzt die ganze Faserwand der Linse den gleichen Durchmesser wie die Centralfasermasse der ausgewachsenen Linse.

2) Während des 7. Tages ordnen sich die Zellen an der Grenze des Epithels zu meridionalen Reihen, so daß nunmehr die am Ende jeder Reihe zu Fasern auswachsenden Zellen sich zu radiären Blättern übereinander lagern müssen; während des 7. Tages also entsteht die Uebergangszone.

3) Zu Ende des 8. Tages ist bereits eine 0,12 mm mächtige Lage von Radiärlamellen vorhanden; die Bildung der radiär geordneten Hauptmasse der Linsenfasern beginnt demnach mit dem 8. Bebrütungstage und dauert unverändert fort bis zur Erreichung des ausgewachsenen Zustandes der Linse. Die Centralfasermasse sowohl wie die Uebergangszone besitzen zu Ende des 8. Bebrütungstages ihre definitive Mächtigkeit; die Veränderungen, die sich in diesen Teilen später noch vollziehen, haben die Bedeutung degenerativer Vorgänge.

Anamnier.

Wenn wir mit der geschilderten, verhältnismäßig einfach und klar sich vollziehenden Linsenbildung bei Sauropsiden die entsprechenden Vorgänge bei den anderen Wirbeltierklassen vergleichen, so treten uns, zunächst bei den Anamniern, Abweichungen entgegen, welche den Sinn zu haben scheinen, daß die Oeffnung des Linsensäckchens schon bei seiner Bildung abgeschlossen und somit, bei der freilebigen Entwickelungsweise dieser Formen (bezw. ihrer Vorfahren), das etwaige Eindringen von Schädlichkeiten durch diese Oeffnung verhindert werde. Die hierauf abzielende Modifikation ist eine verschiedene einerseits bei Selachiern, andererseits bei Teleosteern, Ganoiden und Amphibien. Wir wollen zunächst die Entwickelungsvorgänge objektiv schildern und erst im Verlauf der Schilderung Vergleiche zwischen den verschiedenen Klassen ziehen.

Selachier.

Das erste Auftreten der Linsenplatte bei Torpedo-Embryonen des Stadiums J (nach Balfour und Ziegler) als eine Verdickung des Ektoderms über der Mitte der Augenblase haben wir bereits oben, p. 171, am Schluß des Abschnittes über die Augenblase beschrieben und in Fig. 177 abgebildet.

Ganz übereinstimmend zeigt sich nach Rabl's eingehenden Beobachtungen (1898) der Beginn der Linsenbildung bei Pristiurus ebenfalls bei Embryonen von etwas über 40 Urwirbeln mit tiefen, aber noch weit offenen Gehörgruben.

Das Ektoderm ist hier zunächst auch in der Linsenplatte wie in der Umgebung ein einfaches Cylinderepithel, so daß die Verdickung lediglich durch Erhöhung der Zellen bedingt ist. Auch für Torpedo trifft dies durchaus zu, was in Fig. 197, besonders links, deutlicher zu erkennen ist als in Fig. 177.

Mit der weitergehenden Verdickung wird dies nun aber anders, das Epithel der Linsenplatte wird mehrschichtig, und damit setzt die

erwähnte Differenz bereits ein, gegenüber den Sauropsiden, wo wir von Anfang an und durch den ganzen Verlauf der Entwickelung das Epithel der Linsengrube als ein einfaches gefunden haben. Daß es bei Pristiurus mehrschichtig wird, macht sich am deutlichsten daran bemerkbar, daß die Kernteilungsfiguren nicht nur in der Oberflächenzone, wie es für einfaches Epithel kennzeichnend ist, sondern in allen Höhenlagen verstreut liegen (vergl. Fig. 198).

Fig. 197.

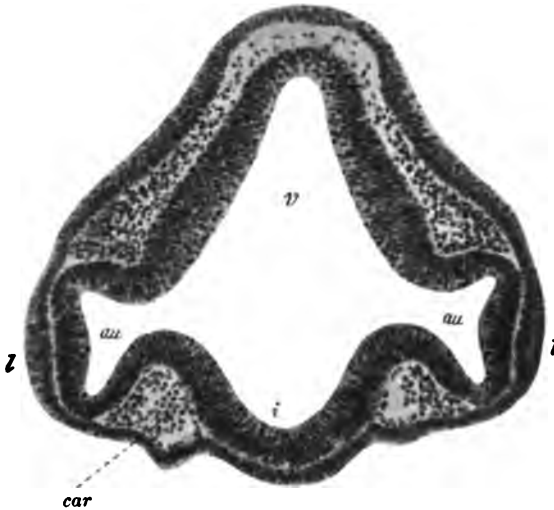


Fig. 198.



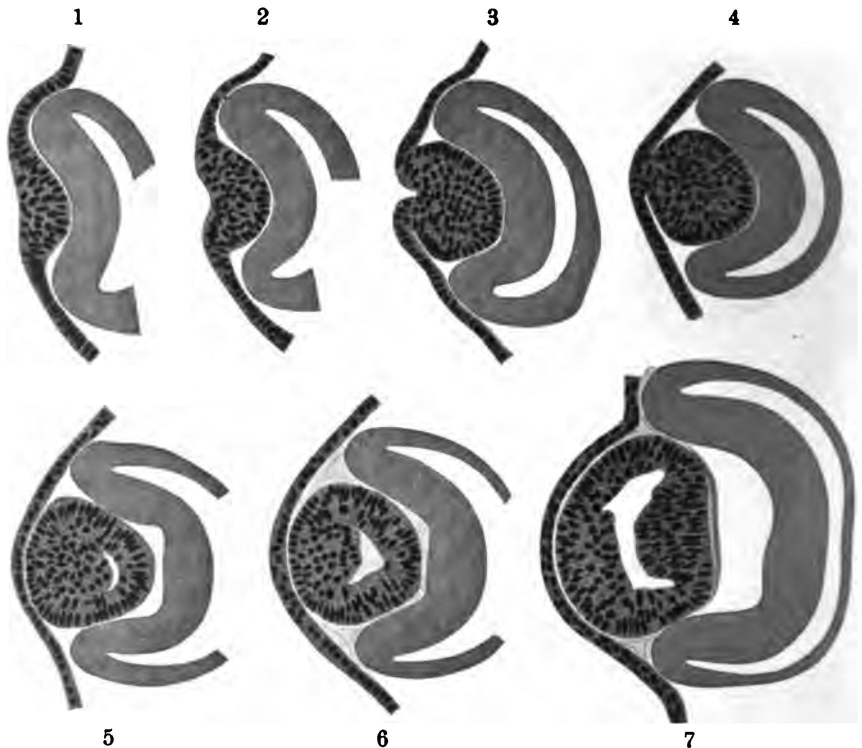
Fig. 197. Querschnitt durch den Vorderkopf eines Embryo von Torpedo marmorata mit 48 Urwirbeln, Körperlänge 7,5 mm. Präp. von A. Froriep. Vergr. 100:1. Der Schnitt geht mitten durch die Augenanlage, die Schnittebene ist parallel der in Fig. 176 mit *175* bezeichneten Linie. *au* Augenblase. *car* Ast der Carotis. *i* Infundibularregion. *l* Linsenplatte. *v* Vorderhirn.

Fig. 198. Durchschnitt durch den Vorderkopf eines Embryo von Torpedo marmorata mit 58 Urwirbeln, Körperlänge 7,0 mm. Präp. von A. Froriep. Vergr. 100:1. Lage des Schnittes entspricht der Linie *177* in Fig. 176. *au* Augenblase. *l* Linsenplatte mit flacher Grube. *v* Zwischenhirn.

Der Einziehung der Augenblasenwandung folgend, senkt sich die Linsenverdickung des Ektoderms ein, ohne zunächst noch eine Vertiefung an der Oberfläche merken zu lassen (Fig. 197). Bei Pristiurusembryonen mit 52 Urwirbeln aber konnte Rabl das erste Auftreten einer solchen Grube feststellen an dem Objekt, welches der No. 1 in Fig. 199 zu Grunde liegt; die lebhafte Wucherung des Epithels ist aus den fünf im Schnitt getroffenen Mitosen ersichtlich.

Und diese lebhafte Wucherung des Epithels in seiner ganzen Dicke (Fig. 199, No. 2) dürfte es ohne Zweifel sein, welche eine blasenförmige Einstülpung des Ektoderms, wie wir sie bei Sauropsiden sahen, verhindert. Daß die Tendenz zu einer derartigen Einsenkung vorhanden ist, scheint deutlich hervorzugehen aus Fig. 198, sowie ganz

besonders aus der spitz-trichterförmigen Grube in Fig. 199, No. 3. Hier ist in der peripherischen Schicht eine Lage cylindrischer Zellen erkennbar, die sich am Hals der kugeligen Masse an das einfache Epithel der Umgebung anschließt und sich in dem betreffenden Präparat auch durch 3 ihr angehörige Mitosen als eine selbständige, einfache Epithellage charakterisiert, und es macht durchaus den Eindruck, als ob die Höhlung der hierdurch angedeuteten Linsenblase durch ein Zellenkonglomerat ausgefüllt wäre, welches sich von den Rändern der Einstülpung her in den Hohlraum ergossen hätte. Zunächst hätte sich diese Zellenmasse mit jenem Cylinderepithel der peripherischen Lage innig verbunden. Während nun aber die Abschnürung erfolgt (Fig. 199, No. 4), wird ein ganz kleiner Spalt bemerkbar, der gerade über 2 Mitosen der peripherischen Lage entsteht, und es bildet sich



(Fig.-Erklärung siehe nebenstehend.)

durch ein Fortschreiten dieser Dehiscenz in der abgeschnürten Zellenmasse ein Spaltraum aus, welcher die peripherische Cylinderzellenlage im Laufe der den Abbildungen No. 5 und 6 zu Grunde liegenden Stadien in großer Ausdehnung von dem centralen Zellenkonglomerat sauber abtrennt.

Dieser Spaltraum hat zunächst (No. 5 und 6) die Form einer distalwärts konkaven, das Zellenkonglomerat umfassenden, halben Kugelschale. Wenn dann, was zwischen den Stadien No. 6 und 7 beginnt, unter fortschreitender allgemeiner Vergrößerung der Anlage die proximale Wand sich verdickt und polsterförmig in das Lumen

vorwölbt, so wird dadurch die Gestalt dieses letzteren entsprechend verändert. Und da nun während derselben Zeit die Zellen des Konglomerates sich in die Cylinderzellenreihe der distalen Hälfte allmählich einordnen (Fig. 199, No. 7 und 8, sowie Fig. 200), so kommt als Endergebnis des ganzen seltsamen Entwickelungsprozesses eine Linsenblase zu stande, wie sie in Fig. 199, No. 9 und 10, und in Fig. 201 vorliegt, die sich von der Linsenanlage entsprechender Stadien bei Sauropsiden, insbesondere beim Huhn (Fig. 196) prinzipiell gar nicht unterscheidet.

Beide Wände derselben bestehen aus einfachem Cylinderepithel. Die distale Wand befindet sich in lebhaftem Wachstum, was aus der großen Zahl der Mitosen zu schließen, welche durchweg, wie es dem einfachen Epithel eigentümlich, der Lumenoberfläche genähert liegen.

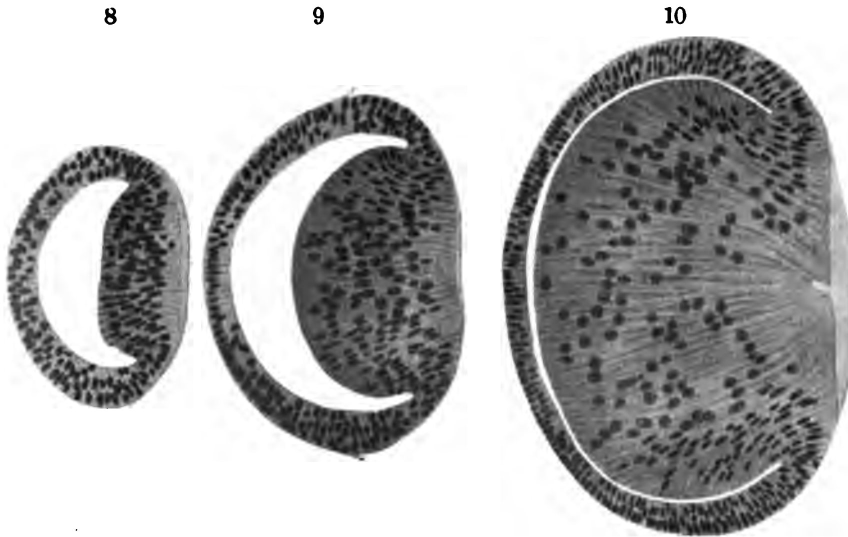


Fig. 199. Linsenentwickelung von Pristiurus melanostomus. Nach Rabl. Vergr. 145:1. Entwickelungsgrad der Embryonen: No. 1 52 Urwirbel; No. 2 55 Urwirbel; No. 3 63 Urwirbel; No. 4 64 Urwirbel; No. 5 68 Urwirbel; No. 6 74 Urwirbel; No. 7 87 Urwirbel; No. 8 95 Urwirbel, Körperlänge 14 bis 15 mm; No. 9 Körperlänge 17 mm; No. 10 Körperlänge 19 mm.

Die Grenze des Epithels der distalen Wand gegen die proximale oder Linsenfaser-Wand verschiebt sich nach und nach vom Aequator mehr proximalwärts, so daß die Appositionszone der Linsenfaserwand sich dem hinteren Pol nähert und die an der Epithelgrenze zu Linsenfasern auswachsenden Zellen die Möglichkeit gewinnen, mit ihren basalen Enden die früher gebildeten Fasern zu umgreifen und an der proximalen Fläche der Linse von oben und von unten her in einer horizontalen Nahtlinie einander zu begegnen. So kommt hier frühzeitig eine konzentrische Uebereinanderlagerung der Zellen, sowie eine tief einsetzende horizontale Nahtspalte zu stande, welch letzterer gegenüber dann später auf der vorderen Fläche eine vertikale Naht sich ausbildet.

Schon bei der Linse des Embryo von 17 mm (Fig. 199, No. 9), noch deutlicher bei dem von 19 mm (No. 10) sind zweierlei Fasern

zu unterscheiden, centrale mit großen, kugeligen, schwächer tingierbaren Kernen, und periphherische, welche erst kürzlich zu Fasern ausgewachsen sind, mit langgestreckten Kernen, die sich dunkler färben. Die Fasern der letzteren Art gehen ohne scharfe Grenze allmählich in solche der ersteren über; die dabei sich abspielenden Veränderungen der Kerne stellen den Beginn von Degenerationsvorgängen dar.

Fig. 200.

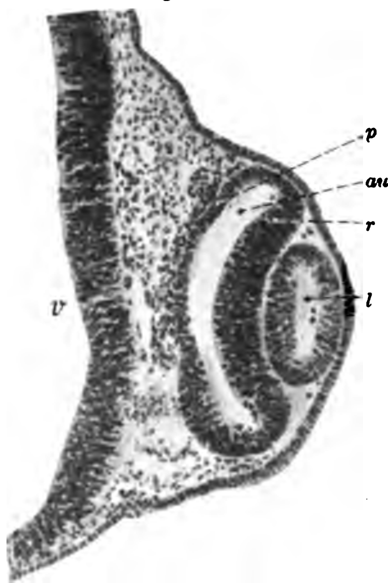


Fig. 201.

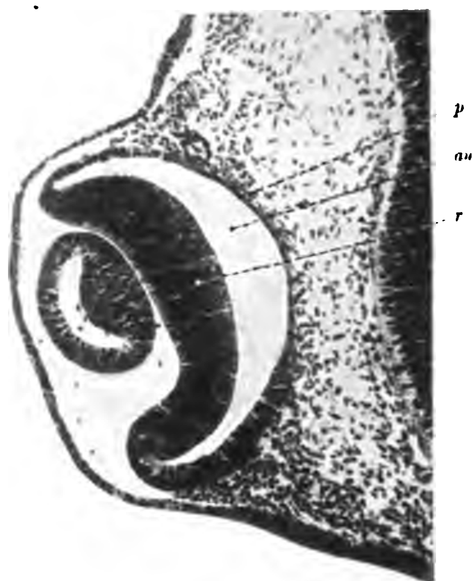


Fig. 200. Durchschnitt durch den Vorderkopf eines Embryo von Torpedo marmorata mit 67 Urwirbeln, Körperlänge 10,3 mm. Präp. von A. Froriep. Vergr. 100:1. *au* Augenblase. *l* Lumen der Linsenblase. *p* Pigmentblatt. *r* Retinalblatt. *v* Zwischenhirn.

Fig. 201. Durchschnitt der Augenanlage eines Embryo von Torpedo marmorata mit 71 Urwirbeln, Körperlänge 14,5 mm. Präp. von A. Froriep. Vergr. 100:1. *au* Sehventrikel. *p* Pigmentblatt. *r* Retinalblatt.

In der gleichen Art geht das Wachstum noch längere Zeit weiter, ohne daß vorläufig die Bildung radiär geordneter Faserreihen Platz griffe. Erst bei einer Körperlänge gegen 40 mm tritt dies ein und bedingt die Sonderuug der vor diesem Zeitpunkt bereits entstandenen, unregelmäßig angeordneten Masse der Central- und Uebergangsfasern, von den im weiteren Wachstum sich zu radiären Lamellen aneinanderlegenden Fasern, welche auch bei den Selachiern gerade so wie bei den Sauropsiden die Hauptmasse der Linse aufbauen.

Teleosteer und **Ganoiden.**

Wie wir schon erwähnten, zeigt sich die für die Anamnier charakteristische Besonderheit in der ersten Entwickelung der Linse, die Vorrichtung nämlich, daß das Linsensäckchen keinen offenen Zugang von außen erhält, bei Knochenfischen, Ganoiden und Amphibien anders

verwirklicht, als wir es oben von einem Vertreter der Selachier genauer beschrieben haben. Während dort durch einen besonderen Wachstumsvorgang die Linsengrube mit einer Zellenmasse ausgefüllt und so zu einem soliden Körper umgewandelt wird, der erst nach der Abschnürung sein Lumen wiedererhält, finden wir bei den nun zu besprechenden Klassen die oberflächliche einfache Zellenlage des Ektoderms zu einer „Deckschicht“ differenziert, welche, wie den ganzen embryonalen Körper, so auch die Linsengrube überzieht. Unter dieser schützenden Hülle vollziehen sich in der „Grundschicht“ formgestaltende Wachstumsvorgänge, durch die in ganz ähnlicher Weise wie bei den übrigen Klassen auch hier die Linse hervorgebracht wird.

Für **Teleosteer** ist die Linsenbildung zuerst von SCHENK (1867, p. 482—484) richtig geschildert worden, nachdem C. VOGT (1842, p. 77) und REMAK (1855, p. 91, Anm.) irrtümlicherweise von einer genauen Uebereinstimmung des Vorganges bei Fischen und Vögeln berichtet hatten.

Die SCHENK'sche Darstellung, die sich auf die Forelle bezieht,

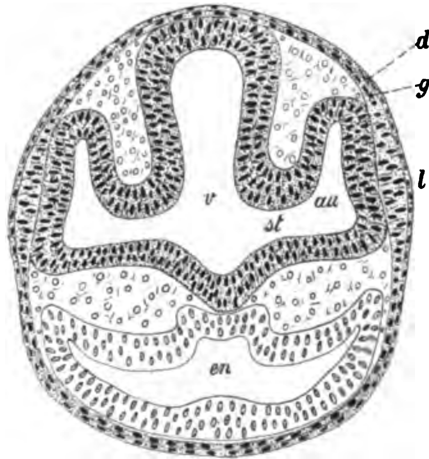


Fig. 202. Querschnitt durch den Vorderkopf eines 8-tägigen Embryo von Lepidosteus osseus. Nach BALFOUR u. PARKER (1882). Vergr. ungef. 100:1. *au* Augenblase. *d* Deckschicht, *g* Grundschicht des Ektoderms. *l* Linsenplatte. *st* Stiel der Augenblase. *v* Vorderhirn. *en* Kiemendarm.

wurde von OELLACHER (A. L. III[4], 1873, p. 81) kurz bestätigt und durch C. K. HOFFMANN (A. L. III[4], 1884, p. 82) weiter ausgeführt; auch HENNEGUY (A. L. III[4], 1888, p. 547) schließt sich den Angaben der Vorgänger durchaus an.

Die Entstehung des Linsenbläschens vollzieht sich bei Forellenembryonen in derjenigen Entwickelungsperiode, welche in diesem Handb., Bd. I, Abt. 2, p. 34, Fig. 10 durch die Figg. i, k, l vorgeführt wird, d. h. bei Embryonen, deren Urwirbelzahl ungefähr von 18 auf 33 steigt.

Sie beginnt mit einer ziemlich breiten, jedoch wenig hohen, soliden Verdickung der Grundschicht des Ektoderms, an welcher die Deckschicht keinen Anteil nimmt und die der distalen, entsprechend eingezogenen Wand der Augenblase unmittelbar anliegt (HOFFMANN 1884, Taf. IV, Fig. 21). In gleichem Maße, wie diese Einziehung der Augenblase sich vertieft, verdickt sich die anliegende Grundschicht immer mehr und löst sich in der Mitte der Verdickung von der Deckschicht los. So entsteht ein mit Flüssigkeit gefüllter Spaltraum zwischen Deck- und Grundschicht (SCHENK 1867, Taf. I, Fig. 2). Diese Deckschicht läuft glatt über die Anlage weg. Die Grundschicht dagegen senkt sich zur Bildung eines blinddarmförmigen Säckchens ein, welches nach Gestalt und Beziehungen sich dem Linsensäckchen der Sauropsiden sehr ähnlich verhält (HOFFMANN 1884, Taf. VI, Fig. 8), mit dem einzigen Unterschied, daß seine Zugangsöffnung von der Deck-

schicht wie von einer dünnen Verschlußmembran überzogen bleibt. Aus dem Umstande, daß dieses transparente Häutchen von C. VOGT und von REMAK, entsprechend den ihnen zur Verfügung stehenden, beschränkteren Hilfsmitteln, nicht gesehen worden ist, erklärt es sich, daß diese hervorragenden Beobachter die Linsenbildung bei Fischembryonen als identisch mit der beim Hühnchen geschildert haben.

Die weitere Entwickelung der Forellenlinse geht dann im wesentlichen nach bekannter Art von statten, nur daß eben hier die Grundschicht sich verhält so wie bei den Sauropsiden das gesamte Ektoderm, d. h. daß sich die von der Grundschicht gebildete Linsengrube durch Vereinigung ihrer Ränder unter der Deckschicht zur Linsenblase schließt und dabei sich von dem Rest der Grundschicht abschnürt in der Weise, daß letzterer wieder samt der Deckschicht ununterbrochen über die Anlage hinwegzieht (SCHENK 1867, Taf. I, Fig. 3). Wie bei den anderen Klassen verhalten sich im ferneren Verlauf der Entwickelung die beiden Wände der Linsenblase verschieden; die distale wird zu einer einfachen Lage kubischer Zellen, dem Linsenepithel, die proximale verdickt sich zunächst zu einer rundlichen Masse polyedrischer Zellen, über welche sofort vom Rande her weitere, allmählich gestrecktere Formen annehmende Zellen sich überlagern zur Bildung einer centralen Zellen- und Fasermasse (SCHENK 1867, Fig. 4). Diese füllt das frühere Lumen der Linsenblase ganz aus, und es beginnt nun sofort das appositionelle Wachstum der Linse von der Epithelgrenze her, indem immer neue Generationen von Epithelzellen zu Fasern auswachsen und sich der centralen Masse konzentrisch auflagern (SCHENK 1867, Fig. 5). Die Epithelgrenze rückt währenddessen mehr und mehr proximalwärts und liegt bald dem hinteren (d. h. proximalen) Linsenpol sehr nahe.

Etwas abweichend von der gegebenen Darstellung der Entwickelung bei Forellenembryonen schien bereits nach den kurzen Angaben von v. MIHALKOVICS (1875, p. 386) die beim Lachs (Salmo salar) zu sein; NUSSBAUM (1900, p. 26) schildert für die letztere Form den Vorgang ausführlicher, und zwar ähnlich, wie er oben für Pristiurus beschrieben wurde, folgendermaßen.

Die vom 18. Tage ab sich bildende Verdickung der Grundschicht, über welche die Deckschicht während des ganzen Verlaufes der Veränderungen glatt hinzieht, krümmt sich hier, ganz wie bei Forellenembryonen, als ein der eingestülpten Augenblase anliegender Wulst nach innen zu. In die Mitte aber, d. h. in den Raum, der bei Forellenembryonen das Lumen der Linsengrube darstellt, rücken hier bei Lachsembryonen Zellen ein, die von den Rändern des Wulstes hinabgleiten. „Dadurch wird der Anschein einer soliden Linsenanlage erzeugt.“ Achtet man aber auf die Lage der Mitosen, so umgeben diese in einem großen Halbkreise den centralen Zellpfropf, der am 20. Tage durch einen feinen Spalt von der proliferierenden peripherischen Zellenlage getrennt wird.

Die Aehnlichkeit dieses Vorganges mit dem oben geschilderten Bildungsmodus des Linsenbläschens bei Haifischembryonen ist sehr bemerkenswert.

Am 22. oder 23. Tage fand NUSSBAUM (1900, p. 26) die Linse abgeschnürt. Die Abschnürung begann am rostralen Ende; am kaudal-ventralen Rande vollzog sich die Ablösung zuletzt. Ist sie vollendet, so trennt sich der eingeschlossene Zellpfropf auch von der

distalen peripherischen Zellschicht und liegt nun frei im Lumen der Linsenblase. Die Zellen der proximalen Wand wachsen in der für Forellenembryonen oben beschriebenen Weise und bilden eine konzentrisch geschichtete kugelige Masse, die sich mehr und mehr in das Lumen vorwölbt. Der Zellpfropf liegt nun abgeplattet in dem meniskoidalen Spaltraum zwischen der distalen Wand, die zum Linsenepithel wird, und der proximalen, welche die Linsenfaserwand bildet, und wird allmählich resorbiert. Seine Degeneration beginnt am 22. Tage der Entwickelung, d. h. alsbald nach der Abschnürung des Linsenbläschens, und schon um den 30. Tag ist er völlig verschwunden. Am 35. Tage ist die Verdickung der Linsenfaserwand so weit gediehen, daß diese sich an die distale Wand anlegt; das Lumen der Linsen-

Fig. 203.

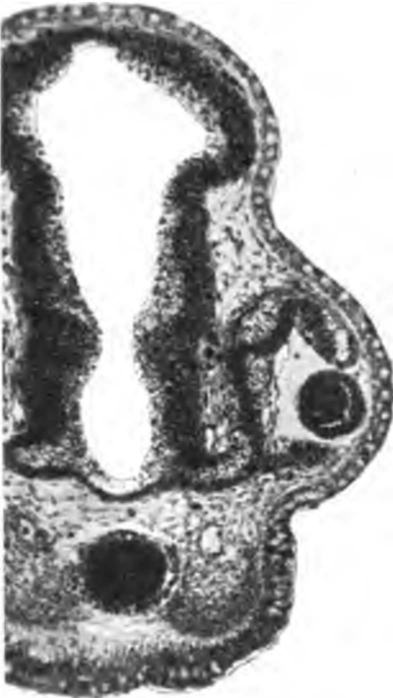


Fig. 204.



Fig. 203. Querschnitt durch den Kopf eines Embryo von Lepidosteus osseus von 8 mm Körperlänge. Präp. von Fr. W. Müller. Vergr. 100:1.

Fig. 204. Querschnitt durch die Augenanlage eines Embryo von Lepidosteus osseus von 10,9 mm Körperlänge. Präp. von Fr. W. Müller. Vergr. 100:1.

blase ist dadurch verschwunden, und das weitere Wachstum der Linse geht in der beschriebenen Weise vor sich.

Im wesentlichen übereinstimmend mit diesen Vorgängen bei Teleosteern erscheinen die von **Ganoiden** vorliegenden Befunde, die sich allerdings fast ausschließlich auf die kurzen Bemerkungen von Balfour und Parker (A. L. III[5], 1882, p. 370) beschränken.

Fig. 202 giebt die Linsenplatte im Durchschnitt wieder von einem 8-tägigen Lepidosteusembryo (dieses Handb., Bd. I, Abt. 2, p. 28,

Fig. 8e) und zeigt, daß dieselbe durch eine solide Verdickung der Grundschicht des Ektoderms gebildet wird, die Deckschicht dagegen als unbeteiligte Zellenlage gleichmäßig darüber hinwegzieht.

Ueber die sich anschließenden Vorgänge der Einstülpung und Abschnürung des Linsenbläschens besitzen wir zur Zeit keine eingehenderen Beobachtungen. Spätere Stadien der Linsenbildung sind in Figg. 203 u. 204 abgebildet. Dieselben zeigen, daß die Epithelgrenze der Linsenanlage bei Lepidosteus frühzeitig bis nahe an den proximalen Pol rückt und die Linsenfasern dementsprechend von einer tief eingreifenden proximalen Nahtlinie nus, halbkreisförmig gebogen, die relativ kleine, kugelige Centralmasse in konzentrischen Lagen umgeben. Hierin, sowie auch in dem zeitweisen Ueberwiegen der Länge der Linsenachse über den äquatorialen Durchmesser, d. h. in der zeitweise eiförmigen Gestalt der Linse tritt eine gewisse Aehnlichkeit mit dem Typus der Linsenentwickelung bei den Amphibien hervor, zu deren Besprechung wir uns nun wenden.

Amphibien.

Hier stehen uns die ausgezeichneten Untersuchungen von C. Rabl (1898, p. 527) zur Seite, und diesen wollen wir in der Darstellung folgen; sie gründen sich in erster Linie auf die Entwickelung von Siredon pisciformis, die in der Abbildungsreihe der Fig. 205 und 206 dargestellt ist.

Der jüngste Axolotlembryo, bei dem Rabl eine Linsenanlage deutlich erkennen konnte (Fig. 205, No. 1), hatte ungefähr 24 Urwirbel (Embryonen der gleichen Entwickelungshöhe von Triton taeniatus besitzen erst 16 Urwirbel und haben nach Inouye 1895, p. 16 eine Körperlänge von 3 mm) und war in Bezug auf die Ausbildung der anderen Sinnesorgane weiter als der jüngste Pristiurusembryo mit Linsenplatte (siehe oben p. 198), insbesondere war das Gehörbläschen schon vollkommen abgeschnürt. Die Linsenanlage stellt sich dar als eine Platte aus Cylinderzellen der „Grundschicht“ (Sinnesschicht) des Ektoderms, über welche die „Deckschicht“ als eine einfache Lage sehr flacher Zellen unbeteiligt und unverändert hinwegzieht. Die Deckschicht enthält feinkörniges Pigment, während die Linsenplatte der Grundschicht von vornherein ganz frei davon ist. Sie ist noch nicht scharf abgegrenzt und nur oben merklich eingesenkt. Das mesodermale Gewebe der Umgebung reicht zwischen Ektoderm und Augenblase bereits bis an den Rand der Linsenplatte, nicht aber zwischen diese und die Augenblase.

Einem um weniges älteren Embryo ist der Schnitt No. 2 entnommen: die Linsenplatte ist erheblich dicker, am unteren Rande deutlich abgegrenzt, eine Einsenkung immer noch kaum angedeutet; ihre Zellen sind sehr hoch, kegelförmig, dicht; die Kerne sind dem basalen Zellenende genähert. Die Deckschicht ist unverändert.

In No. 3 zeigt sich ein merklicher Schritt vorwärts, indem hier die Linsenplatte der Grundschicht sich von der Deckschicht gelöst und zu einer engen kleinen Grube eingesenkt hat. Am Eingang der Grube ragt eine Zelle abwärts, aus deren Pigmentgehalt hervorgeht, daß sie der Deckschicht angehört und bei der Einstülpung der Grundschicht nur mechanisch in die Grube hineingezogen wurde.

No. 4 zeigt die Linsengrube der Grundschicht eben im Begriff, sich vom Ektoderm abzutrennen. Am oberen Rand reicht die Grund-

schicht bereits selbständig über den Grubenrand und die Einstülpungsöffnung hinweg, am unteren Rand dagegen hängt sie noch mit der Wand der Grube kontinuierlich zusammen. Die Grube umschließt eine kleine, im Schnitt birnförmige Höhle ohne zelligen Inhalt.

No 5 ist einem Axolotlembryo von ungefähr 35 Urwirbeln entnommen; bei Triton taeniatus zeigen Embryonen von 22 Urwirbeln ungefähr die gleiche Entwickelungshöhe. Die Grube ist zu einem kugelförmigen Linsenbläschen geschlossen, dieses hat sich von seinem Mutterboden vollständig abgelöst, und letzterer, die Grundschicht des Ektoderms, hat sich über ihm geschlossen, ohne eine Trennungsspur zu bewahren. Die Höhle ist unregelmäßig gestaltet, aber ohne zelligen Inhalt. Der bisher feine Spalt zwischen Linse und Augenbecher hat sich erweitert, ist aber noch ganz frei von geformten Elementen. Das mesodermale Gewebe zeigt das Bestreben, sich zwischen Linse und Ektoderm einzudrängen.

In No. 6 beginnt ein Unterschied zwischen proximaler und distaler Wand des Linsenbläschens bemerklich zu werden, indem die Zellen der proximalen Wand, besonders in ihren dem Lumen zugekehrten Teilen, verlängert erscheinen. In der Höhle finden sich bisweilen, wie auch in dem abgebildeten Präparat, freie Zellen, denen keine Bedeutung beizumessen sein dürfte; es ist unsicher, ob solche Zellen sich wieder in die Epithelwand einordnen oder zu Grunde gehen, doch ist der letztere Fall der wahrscheinlichere, auch nach dem abgebildeten Präparat, das dorsal neben den zwei wohlerhaltenen Kernen die Zerfallsprodukte (ein Chromatinkorn) eines weiteren Kernes zeigt.

Zwischen Linse und Ektoderm liegt jetzt eine einfache Reihe mesodermaler Zellen, die erste Anlage der Cornea.

Die nun folgenden Stadien, Fig. 206, demonstrieren die Bildung der Linsenfasern.

No. 7 zeigt die erste Andeutung einer Vorwölbung der proximalen Wand in das Lumen des Bläschens, und zeigt auch, wodurch diese Vorwölbung bedingt ist, nämlich dadurch, daß das Linsenepithel der distalen Wand infolge seines lebhaften Flächenwachstums sich proximalwärts über die verlängerten Zellen der proximalen Wand hinweg nach dem proximalen Linsenpole hin schiebt. Die Zellen der proximalen Wand werden dadurch von der äußeren Oberfläche ab und nach dem Lumen hin gedrängt, sie ordnen sich gleichzeitig anders, indem die peripherisch gelegenen sich krümmen und halbkreisförmig gebogen die mehr central gelegenen umfassen.

No. 8 zeigt diesen Vorgang aufs deutlichste. Aus den Zellen der proximalen Wand hat sich durch unregelmäßig konzentrische Uebereinanderlagerung derselben eine kugelförmige Masse gebildet, welche, in das Lumen vorspringend, dieses zu einem meniskoidalen Spaltraum einengt.

In No. 9 ist erkennbar, wie sich an diese erste Anlage der Linsenfasermasse das weitere Wachstum derselben unmittelbar anschließt, indem die auf der Epithelgrenze gelegenen Zellen, eine nach der anderen, zu Fasern auswachsen und sich von hinten her an die kugelförmige Masse anlegen. Dabei stoßen sie natürlich mit ihren basalen Enden von oben und von unten her aneinander, und so entsteht von dem Stadium No. 7 ab eine sog. Nahtlinie, an der proximalen Außenfläche der Linse horizontal verlaufend, welche durch eine jede neue Generation von Linsenfasern vertieft und so allmählich zu

einem tief eingreifenden Schlitz oder, richtiger gesagt, einem Septum der Linsensubstanz ausgestaltet wird.

No. 10 gibt ein älteres Stadium der Augenentwickelung wieder von einer 13 mm langen Larve, also einige Zeit nach dem Ausschlüpfen. Die Linse ist beträchtlich gewachsen, die Formveränderung, die sie dabei erfahren, kennzeichnet den Prozeß des Wachstums: die Apposition der neuen Fasern von der Epithelgrenze her bedingt, da die letztere dem proximalen Pol sehr naheliegt, eine Vergrößerung

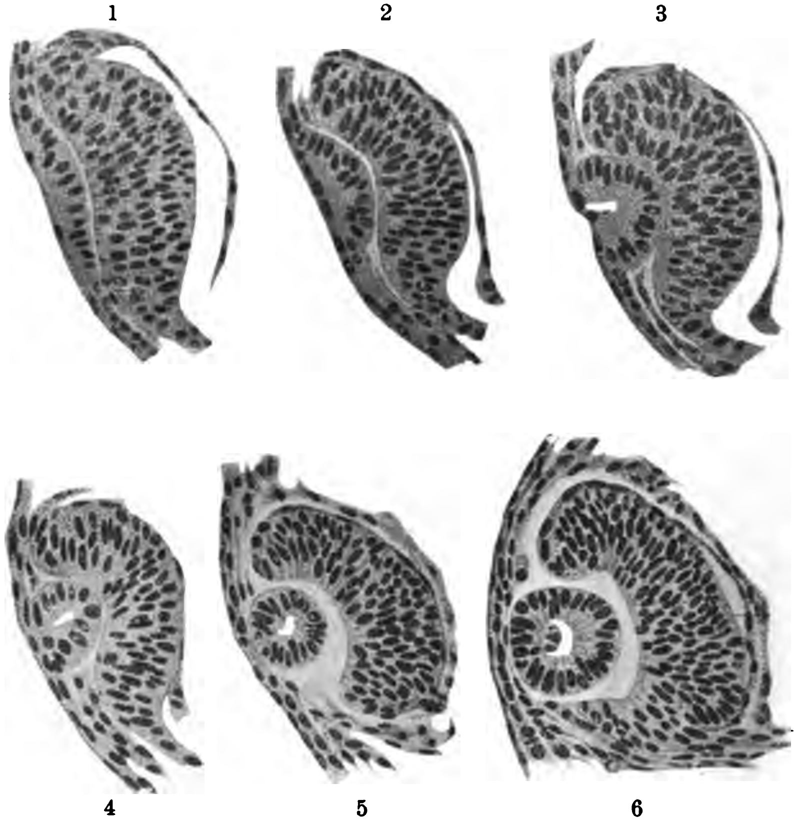


Fig. 205. Entwickelung des Auges von Siredon pisciformis. Nach Rabl. Vergr. 145:1. No. 1 Embryo mit 24 Urwirbeln; No. 5 Embryo mit 35 Urwirbeln.

der Linsenachse und gleichzeitig eine Verbreiterung des proximalen Teiles, d. h. die Linse hat Eiform angenommen, das stumpfe Ende des Eies nach innen (proximalwärts), das spitze nach außen gewendet. Ein Schnitt durch die Linse auf diesem Stadium (No. 10) erinnert, wie Rabl sehr richtig bemerkt, an das Längsschnittbild einer Gastrula, in welchem der Urmund und Urdarm durch die Naht der Linsenfasern repräsentiert wäre. Dieser Vergleich illustriert in treffender Weise die prinzipielle Auffassung der Linsenbildung im allgemeinen als einer Einstülpung unter Verdickung des eingestülpten Teiles der Blase.

Mit dem in No. 10 abgebildeten Entwickelungsstadium hat nun auch die typische Ausgestaltung der Linsenanlage zum definitiven

Organ ihren Anfang genommen. Wie Rabl an tangentialen Schnitten nachweist, sind die Zellen an der Grenze des Epithels zu meridionalen Reihen geordnet; demnach müssen die aus diesen geordneten Zellen hervorgehenden Fasern sich von nun an zur Bildung radiärer Lamellen übereinander lagern. In einem Meridionalschnitt, wie ihn No. 10 abbildet, ist naturgemäß jederseits der Linsenachse eine einzige Radiärlamelle im Längsschnitt getroffen; man sieht, daß die Kerne der Faserreihe, welche die betreffende Lamelle aufgebaut, sich dach-

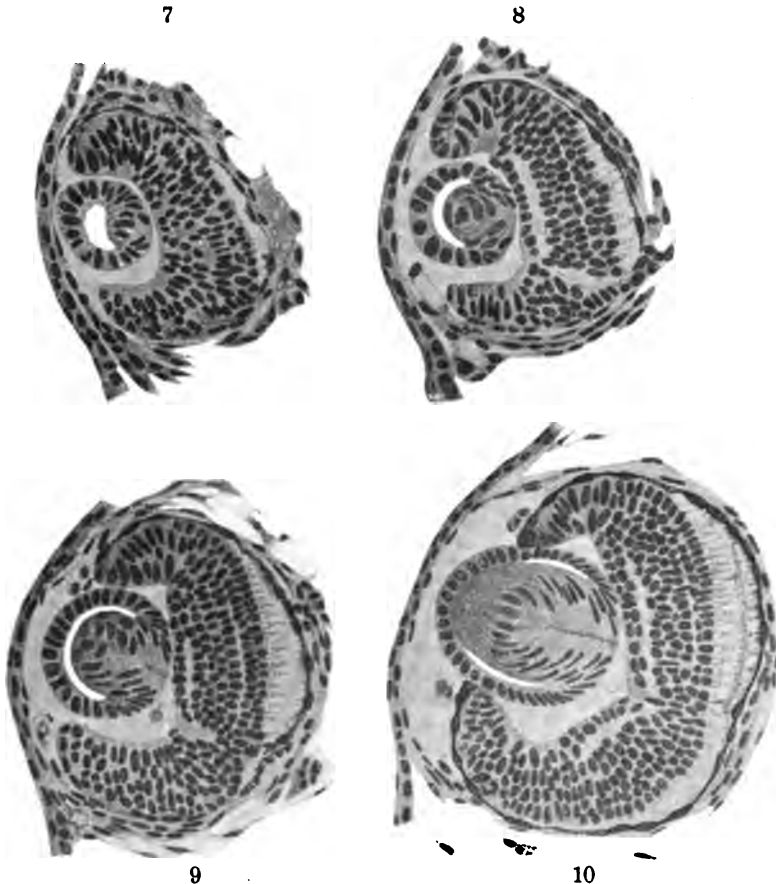


Fig. 206. Entwickelung des Auges von Siredon pisciformis. Fortsetzung zu Fig. 205. Nach Rabl. Vergr. 145:1. No. 10 Larve von 13 mm Körperlänge, einige Zeit nach dem Ausschlüpfen.

ziegelförmig übereinander gelegt haben. Das basale, der Naht ansitzende Ende der Fasern ist verdickt und von feinkörnigem Bau, das freie ist distalwärts sehr in die Länge gezogen, stark abgeplattet, von homogener Beschaffenheit und starkem Lichtbrechungsvermögen.

Im Gegensatz zu den jugendlichen, intensiv färbbaren Kernen der zu Radiärlamellen geordneten Fasern zeigen die Kerne der Centralfasermasse auf dem Stadium der No. 10 bereits Kennzeichen des Chromatinverfalles und der Degeneration.

Bei älteren Larven haben die Centralfasern ihre Kerne ganz verloren, und die Degeneration greift Schritt für Schritt auch auf die Kerne der die Radiärlamellen bildenden Fasern über. Aus den Beobachtungen Rabl's geht als allgemeines Resultat hervor, daß die Kerne schwinden, sobald das Wachstum der Fasern zum Abschluß gekommen ist; und dies scheint in den späteren Perioden der Entwickelung dann der Fall zu sein, wenn die Fasern mit ihren Enden die Linsennähte erreicht haben. So erklärt es sich, daß in den Linsen ausgewachsener Tiere nur in einer verhältnismäßig dünnen Rindenschicht, die ungefähr $^1/_{10}$ des Aequatorialdurchmessers messen mag, noch Kerne vorhanden sind, und daß an der centralwärts gelegenen Grenze dieser Kernzone (vgl. Rabl 1898, Taf. XXXI, Fig. 10) alle Phasen des Kernschwundes sich regelmäßig vorfinden.



Fig. 207. Sagittalschnitt durch das Auge einer eben ausgeschlüpften Larve von Triton cristatus. Präp. von A. Froriep. Vergr. 75 : 1.

Bei den verschiedenen Ordnungen bezw. Familien und sogar Arten innerhalb der Klasse der Amphibien scheinen mancherlei Verschiedenheiten der Linsenbildung zu bestehen (vgl. Rabl 1898, p. 540), dieselben sind aber nicht bedeutsam genug, um hier eingehender geschildert zu werden.

Schon Remak (A. L. III[9], 1855, p. 150) hat die Linsenbildung beim Frosch richtig beobachtet als eine Einstülpung der tiefen, unpigmentierten Zellenschicht des äußeren Keimblattes, über welche die pigmentierte Außenlage unbeteiligt hinwegzieht, und schreibt: „Die Entstehung der Linse (der Batrachier) unterscheidet sich demnach nur insofern von der bei den Vögeln beobachteten, als die Oberhaut schon auf dieser frühen Entwickelungsstufe die Sonderung in 2 Zellenschichten zeigt, die bei anderen Wirbeltieren erst weit später hervortritt, und als nicht beide Schichten, sondern bloß die innere sich an der Bildung der Linsenblase beteiligt.“

Nachdem diese Angaben Remak's von Barkau (1866, p. 70) für den Frosch, von Kessler (1871, p. 10) für Triton und von Lieberkühn (1872, p. 358) für Alytes ausdrücklich bestätigt worden waren, gab Goette (1873, p. 401. A. L. III[7], 1875, p. 327) für Bombinator an: „die Linse entwickelt sich als solide Wucherung der aktiven Schicht des oberen Keimblattes, welche erst nachträglich und ohne Vermittelung einer Einstülpung eine Höhle erhält.“

Kessler wies in seiner zweiten Publikation (1877, p. 13) gegenüber dieser Darstellung Goette's darauf hin, daß die so kleine Höhle des Linsensäckchens bei Amphibienembryonen sehr wohl sich scheinbar als gefüllt darstellen könne, entweder durch die Anwesenheit dotterblättchenhaltiger Gerinnsel oder durch „eine oder die andere der großen ungefügigen Zellen, welche bei der Abschnürung aus dem Verbande der übrigen herausgedrängt und ausgeschieden werden“, und hielt an der Möglichkeit fest, daß der für Triton (1871, p. 10) von ihm festgestellte

Typus der Linsenentwickelung durch Abschnürung eines hohlen Säckchens von der Grundschicht des Ektoderms auch für die Unke giltig sei.

Ganz entsprechend formulierte auch BALFOUR (A. L. II, 1881, p. 445) seine Auffassung dahin, daß bei den Amphibien „die Linse als Hohlkörper durch eine Einstülpung entsteht, nur daß ihre Oeffnung durch die Epidermisschicht des Epithels dauernd von der Verbindung mit der Außenwelt abgeschlossen ist", und vermutete, daß GOETTE's abweichende Beschreibung auf einem Versehen beruhe.

Die Abhandlung von KORÁNYI (1886, p. 235) untersucht in der Reihe der Wirbeltiere vor allem die Rolle der „passiven Schicht" oder Deckschicht des Ektoderms bei der Ausbildung der Linse und findet auch bei Triton- und Froschembryonen Spuren einer solchen Schicht in Gestalt von Zellentrümmern in der Höhlung des Linsenbläschens. Auf das Irrtümliche dieser Auffassung hat INOUYE (1895, p. 20) aufmerksam gemacht, dessen Befunde wir weiter unten besprechen werden. Ueber einen 4 mm langen Tritonembryo macht KORÁNYI die nicht weiter begründete Angabe, daß „das verdickte Ektoderm der Linsengrube mehrere cylindrische Zellenreihen führe". Zu der in Rede stehenden Kontroverse in betreff der Linsenbildung bei Bombinator giebt KORÁNYI kein Urteil ab.

Dagegen wird diese von SCHÖBEL (1890, p. 12) eingehend erörtert und in gleichem Sinne wie von KESSLER und BALFOUR entschieden. Seine Untersuchung betraf in erster Linie Hyla und Siredon, daneben aber auch Triton, Rana, Bufo und Bombinator, und sein Ergebnis ist, daß bei sämtlichen Amphibien „bis auf ganz unwesentliche Verschiedenheiten eine vollständige Uebereinstimmung in den Entwickelungsvorgängen herrscht". Auch bei Bombinatorembryonen fand er die Linsengrube, als Einsenkung der aus einer einfachen Lage von Cylinderzellen bestehenden Grundschicht des Ektoderms, mit einem relativ geräumigen Lumen versehen; doch könne dieses nur in einem glücklich gerichteten Schnitte getroffen werden und entziehe sich daher leicht der Beobachtung.

Weniger bestimmt entscheidet sich INOUYE (1895) in der Frage. Zunächst (p. 16) schildert er an einer Reihe vortrefflicher Abbildungen den Vorgang der Bildung und Abschnürung des Linsenbläschens bei Tritonembryonen wesentlich so, wie ihn RABL (1898) vom Axolotl beschreibt, und betont dabei für Amphibien als erster und im ausdrücklichen Gegensatz zu KORÁNYI (1886), daß die Wand der Linsenanlage während des ganzen Prozesses aus einer einzigen Lage von Cylinderzelleu bestehe, welche nur an Höhe gewinnen. Auch bei Froschembryonen fand er wie bei Triton das hohle Linsensäckchen der Grundschicht, überzogen von der Deckschicht, in Bestätigung der alten REMAK'schen Schilderung. Anders dagegen bei Bufo cinereus. Hier tritt nach INOUYE's Befunden (p. 20) erst nach der völligen Abschnürung ein Hohlraum in der Linsenanlage auf. Die Linsenplatte der Grundschicht verdickt sich, und die Verdickung senkt sich in den Augenbecher ein, ganz ähnlich wie wir es bei Selachierembryonen oben verfolgt haben, und es ist sehr bemerkenswert, daß INOUYE in dieser soliden Linsenanlage die gleiche Anordnung der Zellen beschreibt und abbildet, wie sie RABL (1898) für die sich einsenkende Selachierlinse nachgewiesen hat. Die tiefste Zellenlage der Linsenplatte nämlich, welche bei der Einsenkung zur peripherischen Schicht wird, bleibt als gleichmäßige einfache Epithelialschicht erhalten und geht am Rande der Verdickung kontinuierlich in die Grundschicht der Umgebung über; die von ihr gebildete Vertiefung dagegen, welche bei Tritonembryonen zum Hohlraum des Säckchens wird, ist ausgefüllt

von regellos gelagerten Zellen. Bei der Abschnürung schließt sich die peripherische Epithelialschicht zur Bildung der Blasenwand, die regellosen Binnenzellen dagegen füllen zunächst den Blasenhohlraum als Zellenpfropf aus, scheinen aber bald der Rückbildung anheimzufallen. Die von Korányi (1886) aufgestellte Ableitung derartiger Zellenpfropfe oder ihrer Trümmer von der Deckschicht des Ektoderms war hiernach, wie oben bereits bemerkt, eine irrtümliche.

Solche Binnenzellen kommen übrigens, sowohl einzeln wie auch als Zellenhaufen, mannigfach vor, und zwar, wie Fig. 205, No. 6 zeigt, auch als individuelle Variation. Wir müssen daher Inouye (p. 21) völlig recht geben, wenn er über die Angabe Goette's in betreff einer soliden Linsenanlage sein Urteil zurückhält und die Möglichkeit betont, daß die von Goette untersuchten Linsenanlagen in der That keine Lichtung besessen haben. Die Differenz ist ja auch in der That keine prinzipielle. Die Fälle sind zahlreich, daß ein Organ bei der einen Form direkt durch offene Einstülpung eines epithelialen Grenzblattes und dessen Abschnürung zum Hohlorgan, bei der anderen durch eine kompakte Tiefenwucherung sich bildet, in welcher die Lichtung erst später erkennbar wird. Der vorliegende Fall aber zeigt besonders deutlich, daß in beiden Modifikationen das morphogenetisch wirksame Moment das gleiche ist, nämlich die Wachstumsenergie der basalen Zellenschicht.

Mammalia.

Auch bei den Säugetieren geht die Bildung des Linsenbläschens nicht ganz so klar und einfach vor sich wie bei Sauropsiden, obgleich sie doch wie diese ihre Entwickelung innerhalb der Amnionhöhle durchmachen, also nicht, wie die Anamnier, einer Schutzdecke des Linsensäckchens bedürfen. In der That kommt auch ein eigentlicher Abschluß, wie ihn die Befunde bei Fischen und Amphibien zeigen, nirgends zu stande, und die bei verschiedenen Formen ein wenig verschieden sich darstellende Komplikation kann überall zwanglos als eine rudimentäre Bildung aufgefaßt werden.

Nussbaum (1900, p. 28) unterscheidet 2 Typen, nach denen sich die Linse der Säugetiere anlege; Mensch, Maus, Schwein, Fledermaus würden nach ihm zum sauropsidenähnlichen, Kaninchen und Schaf dagegen zum fischähnlichen Typus zu zählen sein. Mir will jedoch scheinen, daß noch zu wenig Arten untersucht sind, um Typen aufzustellen, und daß besonders auch innerhalb der untersuchten Formen die individuellen Variationen eine zu große Breite haben, um scharf sondern zu können.

Wir wollen, von Rabl's Untersuchungen Gewinn ziehend, zunächst die Linsenentwickelung beim Kaninchen eingehend schildern und dann die Abweichungen anderer Formen kurz anführen.

Kaninchen. Fig. 208 zeigt einen Schnitt durch die Augenanlage eines etwa 10 Tage alten Kaninchenembryo, das jüngste Stadium, bei welchem die zur Linsenbildung führende Verdickung des Ektoderms nachweisbar war.

Das Gehörbläschen war bei diesem Embryo bereits vollkommen vom Ektoderm abgelöst, was im Hinblick auf die oben angeführten bezüglichen Befunde bei den Vertretern anderer Klassen von Interesse ist. Aus einer Zusammenstellung ergiebt sich, daß zur Zeit der Entstehung der Linsenplatte das Gehörbläschen bei Selachiern und Sauropsiden noch weit offen, bei Amphibien und Mammalien dagegen geschlossen und voll-

ständig abgelöst ist, bei ersteren demnach die Entwickelung des Auges, bei den letzteren Klassen dagegen die des Ohres als relativ weiter fortgeschritten sich erweist.

Die Augenblase ist bei dem in Rede stehenden Embryo (Fig. 208) noch gleichmäßig gewölbt ohne Andeutung der Einziehung zum Augenbecher, ihre Wand zeigt aber im Bereich der distalwärts gerichteten Wölbung eine beträchtlichere Dicke. Dieser Wölbung anliegend findet sich, ebenfalls distalwärts gewölbt, eine sowohl dorsal- als ventralwärts ziemlich gut abgegrenzte Linsenplatte, bestehend aus einfachem Cylinderepithel, dessen Zellen, im Vergleich mit dem Ektoderm der Umgebung, bis zu doppelter Höhe gestreckt sind. Zwischen Linsenplatte und Augenblase liegen vereinzelte, spindelförmig ausgezogene Mesodermzellen, die wohl zweifellos als Reste der, wie oben p. 180 beschrieben, temporär hier sich eindrängenden Mesenchymschicht aufzufassen sind. In einiger Entfernung vom Rande der Linsenplatte zeigt Fig. 208 im Mesoderm ziemlich weite Gefäßquerschnitte; diese Gefäße sind es, von denen aus in der Folge Sprossen zwischen Linsengrube und Augenblase einwuchern und von neuem eine Mesenchymschicht zwischen den genannten beiden Organanlagen herstellen.

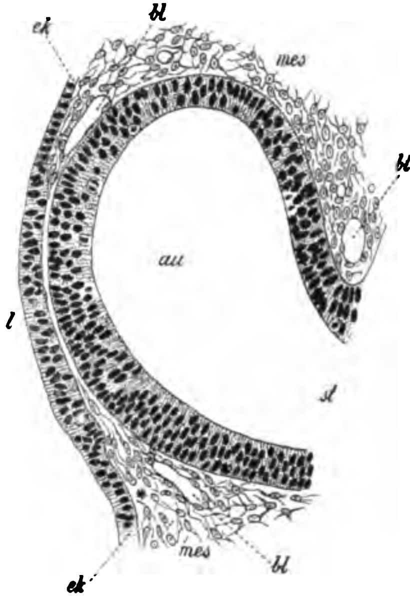


Fig. 208. Querschnitt durch die Augenanlage eines ungefähr 10-tägigen Kaninchenembryo. Nach RABL. Vergr. 200:1. *au* Augenblase. *bl* Blutgefäße. *ek* Ektoderm. *l* Linsenplatte. *mes* Mesoderm. *st* Stiel der Augenblase.

In unmittelbarem Anschluß an den in Fig. 208 dargestellten Zustand beginnt die Einziehung der Augenblase und gleichzeitige Einsenkung der Linsenplatte zur Bildung der Linsengrube. Die sich einsenkenden Bezirke beider Gebilde entsprechen sich genau: an der Augenblase ist es der in Fig. 208 schon erkennbare dickere Teil der Wandung, dem in seiner ganzen Ausdehnung die Linsenplatte anliegt.

Fig. 209 stellt den Vorgang der Einstülpung und Abschnürung des Linsenbläschens übersichtlich dar.

Durchgehends zeigt die Grube die Tendenz, in ihrem ventralen Teil tiefer sich einzusenken als im dorsalen, und unterscheidet sich hierdurch von der Linsengrube der Sauropsiden, die sich regelmäßig dorsalwärts tiefer einsenkt als ventral.

Die Abgrenzung der Linsenplatte ist von Anfang an am dorsalen Rand eine schärfere als am ventralen, erst von No. 4 ab setzt sich auch hier die verdickte Platte von dem dünnen Ektoderm bestimmt ab.

Durchweg besteht die Wand der Linsengrube aus sehr hohen, schmalen Cylinderzellen, die so dicht gestellt sind, daß die Kerne

nicht in gleicher Höhe Platz finden, sondern sich durch die ganze Dicke der Wandung verteilen. Gleichwohl läßt die Lage der Mitosen dicht unter der freien Fläche des Epithels keinen Zweifel darüber, daß, wie bei den Sauropsiden, auch bei den Säugern die Wand der Linsengrube als ein einschichtiges Cylinderepithel aufzufassen ist.

Die Eigentümlichkeit nun, welche die Linsenbildung bei manchen Säugetieren aufweist, besteht in einem unregelmäßigen Zellenhaufen, welcher bei Kaninchenembryonen vom Stadium der No. 2 ab, am Boden der Grube, ungefähr in der Mitte derselben auftritt. Es sind Zellen,

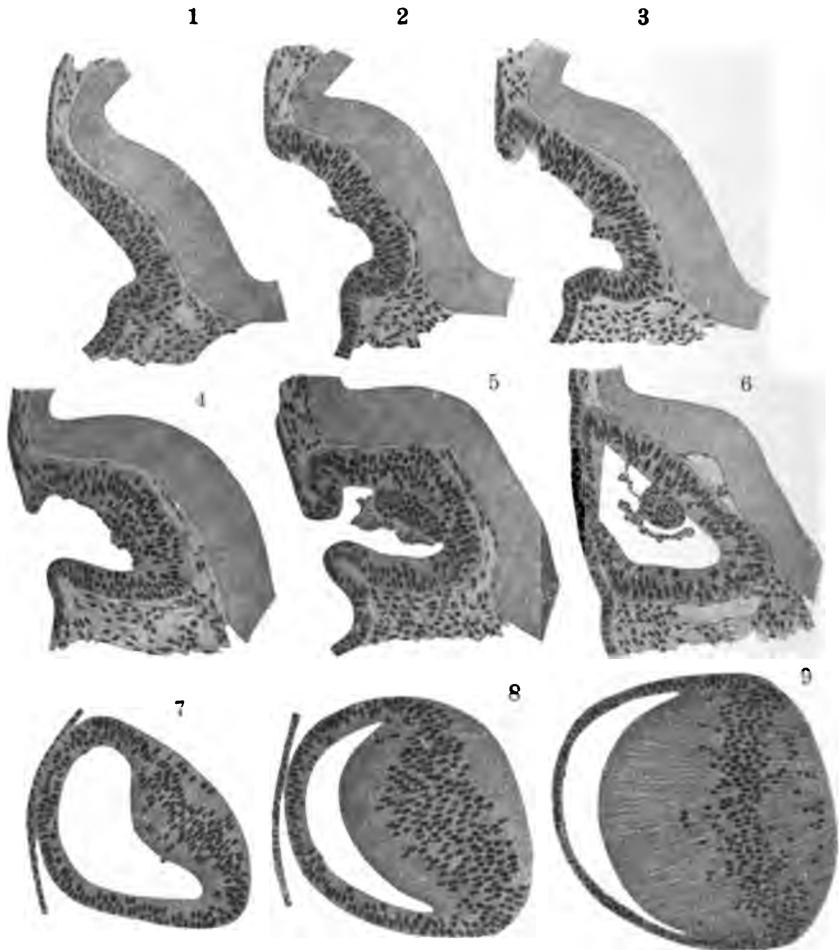


Fig. 209. Linsenentwickelung von Lepus cuniculus. Nach RABL. No. 1—8 Vergr. 130:1; No. 9 Vergr. 91:1. Alter der Embryonen: No. 1—5 Mitte des 11. bis Mitte des 12. Tages; No. 6 Ende des 12. Tages; No. 9 Körperlänge (Scheitel-Steiß) 11 mm.

die aus dem epithelialen Verband der Linsengrubenwandung sich herausdrängen und nun auf der freien Fläche des Epithels liegen. Die Grenze des Epithels gegen den Zellenhaufen ist fast überall eine scharfe, nur an einzelnen Stellen, wie z. B. in No. 4, hat der Schnitt

gerade Zellen getroffen, die noch zur Hälfte im Epithel stecken, und die Grenze ist infolgedessen undeutlich. Die Mehrzahl dieser austretenden Zellen vereinigen sich zu einem Zellenkonglomerat, das dann als einheitlicher Haufen in der Mitte der Grube liegt; doch finden sich in der Umgebung vereinzelte, dem Boden der Grube nur locker anhaftende Zellen. Alle diese aus der Grubenwandung in das Lumen des Säckens ausgetretene Zellen, mögen sie dem Zellenhaufen angehören oder eine isolierte Lage haben, tragen Kennzeichen der Degeneration an sich, Zerfall des Chromatins ihres Kernes und alle Stadien des Kernschwundes, und bald, d. h. besonders von dem Stadium No. 4 an, finden sich in der Umgebung des Zellenhaufens Massen, die nur noch als Zellendetritus bezeichnet werden können.

Diese Auswanderung von Zellen dauert fort, und der Zellenhaufen vergrößert sich so lange, als die Einstülpung dauert, d. h. von der Mitte des 11. bis zur Mitte des 12. Tages, oder während der in Fig. 209 No. 2 bis No. 5 abgebildeten Stadien.

In der zweiten Hälfte oder zu Ende des 12. Tages vollzieht sich die Abschnürung des Bläschens. Während dieses Vorganges wandern keine Zellen mehr aus, denn in No. 6 ist der Zellenhaufen gegenüber No. 5 verringert, der Zellendetritus dagegen in der Umgebung des Zellenhaufens ist vermehrt, woraus hervorgeht, daß der Zerfall der Zellen rasch fortschreitet.

Ein anderer Befund, der möglicherweise mit dieser Zellenauswanderung und -Degeneration in Beziehung steht, ist die von Rabl mitgeteilte Beobachtung, daß schon zur Zeit, wenn die Zugangsöffnung der Linsengrube noch sehr weit ist (No. 3), in den die Oeffnung begrenzenden Zellen stark lichtbrechende, homogene, durch Kernfärbemittel intensiv färbbare Körner auftreten. Am ventralen Umfange der Oeffnung sind sie zahlreicher als am dorsalen und nehmen hier nach und nach so überhand (No. 4 und 5), daß sie die Zellkerne fast ganz verdecken. Nach Schluß der Zugangsöffnung (No. 6) sind in der Umgebung der Verlötungsstelle die Zellen im Ektoderm sowohl wie in der Wand des Bläschens von solchen Körnern durchsetzt.

Die Bedeutung dieser Körner ist vorläufig rätselhaft. Da sie ganz außerhalb der Kerne in den Zellen liegen, so hat Rabl gewiß recht mit der Annahme, daß sie nicht auf den Zerfall von Kernen zu beziehen sind; er hält sie für „Zelleinlagerungen oder Zellprodukte mehr sekundärer Art“.

Wenn ich auf Analogie hin mit ähnlichen Befunden an anderen embryonalen Organen eine Vermutung aussprechen darf, so würde ich das Auftreten jener Körner als ein Merkmal dafür ansehen, daß in dem von ihnen eingenommenen Gebiet bei den Vorfahren der betreffenden Formen eine reichliche Zellenproliferation bestanden hat, welche infolge Veränderung der Entwickelungsbedingungen nunmehr überflüssig geworden ist. Diese Vermutung näher zu begründen, ist hier nicht der Ort. Die hypothetische Zellenproliferation würde natürlich in Beziehung zu setzen sein zur Bildung des rudimentären Zellenhaufens am Grunde der Linsengrube; beide Vorgänge hätten ursprünglich den Erfolg gehabt, das Linsensäckchen mit einem Zellenpfropf auszufüllen und dadurch für die Dauer seiner Einstülpung nach außen abzuschließen. Gerade die Beteiligung der Ränder der Einstülpungsöffnung spricht insofern für die gegebene Deutung, als, wie wir oben p. 200 gesehen haben, bei Haifischembryonen der Einstülpungshohlraum von einem Zellenkonglomerat aus-

gefüllt wird, das im wesentlichen durch Zellenvermehrung an den Rändern der Einstülpungsöffnung entsteht.

Der in Fig. 209 No. 7 abgebildete Schnitt der Augenanlage eines ungefähr 13-tägigen Kaninchenembryo zeigt das Linsenbläschen vom Ektoderm vollständig abgelöst. Das Bläschen ist im Schnitt nicht rund, sondern dreikantig, wie es sich bei der Abschnürung (No. 6) gestaltete, derart, daß die zu den Linsenfasern werdende proximale Wand schräg geneigt steht, und die distale 2 Schenkel bildet. Die Zellen der proximalen Wand sind bereits stark in die Länge gewachsen und bilden ein rundliches Polster, das in die Höhle des Bläschens vorspringt. Während früher gerade diese Gegend der Linsenfaserwand eine stark proliferierende war, finden sich schon jetzt Mitosen nur noch sehr selten in der proximalen Wand; die Zahl wurde von RABL in dem abgebildeten Bläschen bestimmt, er fand in der proximalen Wand nur 2—3, in der distalen dagegen mindestes 70. Von dem Zellenhaufen, der in früheren Stadien im Bläschenlumen lag, ist jetzt nichts mehr zu sehen, nur vereinzelte Zellen oder Zerfallsprodukte von solchen finden sich da und dort, und es unterliegt keinem Zweifel, „daß der Zerfall der Zellmasse und die Resorption des von ihr zurückbleibenden Detritus ungemein rasch erfolgt".

Das in No. 8 abgebildete Linsenbläschen eines 13—14-tägigen Kaninchenembryos hat nun eine mehr rundliche Gestalt gewonnnen, die Linsenfasern sind stark gewachsen und engen das Lumen ein, in diesem finden sich nur noch ganz vereinzelte Zellreste. Die Kerne der Linsenfasern nehmen eine breite Mittelzone ein; Kernteilungen finden sich in ihnen im allgemeinen nicht mehr, in dem Bläschen der No. 8 nur noch 2, und diese in nächster Nähe der Epithelgrenze, so daß wir auch für Säuger die Regel bestätigt finden: die Linsenfasern, sobald sie eine gewisse Länge erreicht haben, verlieren die Fähigkeit, sich durch Teilung zu vermehren. Sie wachsen nur noch in die Länge, die Vergrößerung der Linsenfasermasse erfolgt von nun an lediglich durch Apposition von der Peripherie her.

No. 9, die Linsenblase eines nur wenig älteren Kaninchenembryo von 11 mm Scheitel-Steißlänge, zeigt annähernd kugelige Gestalt; die distale Wand, das „Linsenepithel", ist in der Mitte jetzt am dünnsten, eine Ordnung der Epithelzellen zu meridionalen Reihen ist noch nicht vorhanden; die Linsenfasern sind am freien Ende stärker gewachsen als am basalen, daher die Kerne mehr proximal gerückt; die Kerne der Fasern, besonders des axialen Gebietes lassen durch schwächere Färbbarkeit den Beginn der Degeneration erkennen.

Fig. 210 A zeigt die Linse auf beiden Seiten abgeflacht. Die Linsenfasern des axialen Gebietes sind nicht gewachsen, sie zeigen vielmehr genau dieselbe Länge wie in der Linse Fig. 209 No. 9. Dies ist insofern von Interesse, als die Kerne jetzt wieder eine mittlere Zone einnehmen, wie in Fig. 209 No. 8. Daraus folgt, daß sich die Kerne innerhalb der Fasern distalwärts verschieben. So auffallend diese Annahme erscheint, so ist sie doch nicht von der Hand zu weisen.

Fig. 210 B, die Linse eines 14—15 Tage alten Embryo, zeigt dies noch deutlicher: der Abstand der Kernzone im allgemeinen von der distalen Oberfläche ist noch beträchtlich kleiner geworden, und zugleich fällt auf, daß die Kerne je näher der Achse desto weniger geschlossen beisammen liegen, wie sie es früher in der Kernzone thaten. Auch dieses Auseinanderrücken der Kerne nötigt zu der Annahme, daß sich

die Kerne innerhalb der Fasern noch verschieben. Eine andere Besonderheit zeigt dies Präparat an der proximalen Oberfläche; hier findet sich eine flache Grube, über die die jetzt deutlich werdende Kapsel in gleichmäßiger Wölbung hinwegzieht, während der Raum zwischen Kapsel und Boden der Grube von zahlreichen blassen, feingranulierten Kügelchen verschiedener Größe erfüllt erscheint. Schon

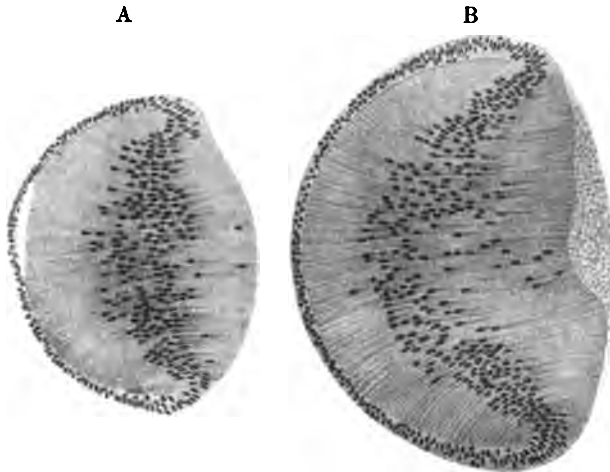


Fig. 210. Linsenentwickelung von Lepus cuniculus. Fortsetzung zu Fig. 209. Nach Rabl. Vergr. 93 : 1. Alter der Embryonen: A 14 Tage, B 15 Tage.

Woinow (1869, p. 152) erwähnt diesen Befund und ist zweifelhaft, ob es sich dabei um „Leichenerscheinung oder Kunstprodukt“ handle. Auch Rabl (1900, p. 10) nimmt an, daß „die Körnermasse nur unter der Einwirkung der Fixierungsflüssigkeit entstanden“ sei. Immerhin ist das regelmäßige Vorkommen jenes Befundes bei Embryonen von 15—20 mm bemerkenswert und vorläufig nicht recht verständlich.

Als letztes Stadium der Linsenentwickelung beim Kaninchen sei Fig. 211 wiedergegeben, ein axialer Schnitt der Linse eines Embryo von 47 mm Länge. Hier zeigt sich, daß die Kerne der Linsenfasern der distalen Oberfläche sehr viel näher liegen als der proximalen, es scheinen demnach die basalen Teile der Fasern noch beträchtlich gewachsen zu sein. Alle Fasern besitzen noch Kerne, die der centralsten Fasern zeigen aber schon die Zeichen des Kernschwundes. Nach der Peripherie zu rücken die Kerne immer dichter zusammen, an der Epithelgrenze stehen sie sehr regelmäßig; ob hier bereits eine Ordnung der Zellen zu meridionalen Reihen vorhanden ist, konnte nicht mit Sicherheit festgestellt werden, doch ist es wahrscheinlich, daß die Ordnung auf diesem Stadium beginnt.



Fig. 211. Meridionalschnitt durch die Mitte der Linse eines Kaninchenembryo von 47 mm Körperlänge. Nach Rabl. Vergr. 31:1.

Die Linse besitzt an beiden Polen sog. Nähte, die proximale ist beträchtlich tiefer (0,7 mm), die distale, die rechtwinklig zur proximalen steht, ist noch ziemlich flach (0,15 mm). Die Länge der centralsten Fasern, d. h. derjenigen Fasergruppe, die vom Grunde der distalen zum Grunde der proximalen Spalte reichen, beträgt 0,5 mm. Die Bildung der proximalen Naht setzt demnach auch bei Lepus, ebenso wie bei Pristiurus und Siredon früher ein als die der distalen, und zwar ergiebt sich aus den angeführten Maßen, daß die proximale Naht sich zu bilden beginnt, wenn die Fasern eine Länge von ungefähr 0,5 mm erlangt haben.

Beim Kaninchen, wie bei der Mehrzahl der Fische und Amphibien und bei einigen, besonders den kleineren Mammalien erhalten sich auch beim erwachsenen Tier die einfachen linearen Nähte; die Linsen größerer Säugetiere und des Menschen dagegen zeigen die bekannten drei- oder mehrstrahligen sog. Linsensterne. Es ist daher wünschenswert, die späteren Stadien an einer Form aus der letzteren Gruppe zu studieren, und wir wählen hierzu das Schwein, über das Rabl die genauesten Angaben macht.

Schwein. Wir beginnen mit einem Embryo von 26 mm Körperlänge, dessen Linse, Fig. 212, No. 1, sich in ihrem Entwickelungszustand ungefähr anschließt an die Kaninchenlinse Fig. 210 B, da das in letzterer vorliegende Stadium mit eben geschwundenem Lumen

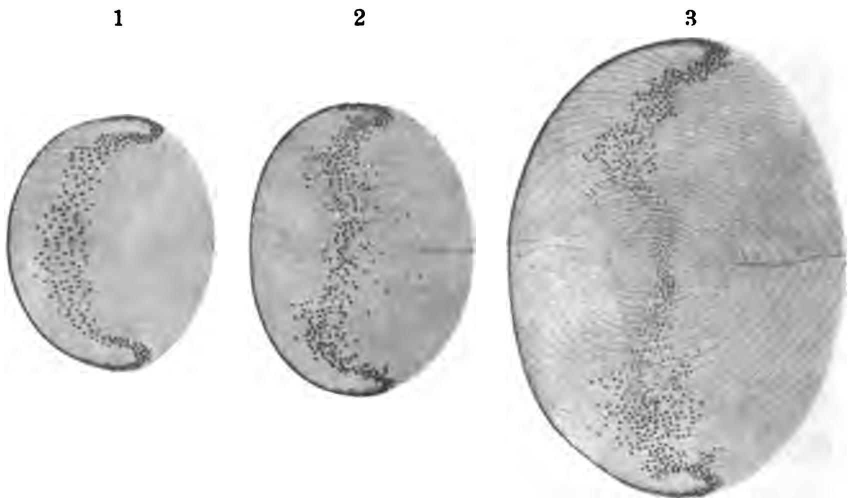


Fig. 212. Linsenentwickelung später Stadien von Sus scrofa dom. Nach Rabl. Vergr. 31:1. Länge der Embryonen: No. 1 26 mm; No. 2 36 mm; No. 3 50 mm; No. 4 68 mm.

der Linsenblase sich bei Schweinsembryonen von 20 mm Körperlänge findet.

Fig. 212, No. 1 zeigt, daß die centralsten Fasern jetzt im Wachstum zurückgeblieben sind gegenüber ihren Nachbarn, die nun hinten über sie hinauswachsen. Die hinteren (proximalen) Enden dieser letzteren treffen von oben und von unten her aufeinander, und so entsteht hier eine horizontale Spalte oder richtiger ein Septum, welches bis zur proximalen Oberfläche reicht und um so tiefer wird,

je mehr Fasern durch ihr Längenwachstum die centralwärts gelegenen Nachbarn hinten übergreifen.

No. 2 von einem Schweinsembryo von 36 mm zeigt den Beginn der Bildung der distalen Naht, welche im Anschluß und in Abhängigkeit von der proximalen entsteht. Dadurch nämlich, daß die Linsenfasern gleichen Alters ungefähr gleiche Länge haben, lagern sich die Fasern der gleichen Generation von selbst in der Art nebeneinander, daß diejenigen, die hinten bis zum Linsenpole reichen, vorne ziemlich weit vom Pole entfernt, oberhalb oder unterhalb desselben ihr Ende haben, und umgekehrt, je mehr sie sich vorne dem Pole nähern, desto weiter mit ihrem hinteren Ende seitwärts vom Pole abrücken. So ergiebt sich als einfache Folge ihres Entwickelungsmodus die rechtwinklige Stellung der beiden Nahtspalten zu einander: da die zuerst entstehende proximale (hintere) Naht horizontal verläuft, muß die distale (vordere) eine vertikale Stellung erhalten.

Die in Fig. 212 abgebildeten Schnitte sind vertikal geführt, sie treffen also die hintere Naht rechtwinklig, der vorderen dagegen laufen sie parallel und streifen sie nur gelegentlich. Das ist die Ursache, warum die hintere Naht als enge Spalte, die vordere als unregelmäßig gestaltete Grube sich darstellt. In horizontal geführten Schnitten ist es umgekehrt.

4



Die Umgestaltung der einfach linearen Naht zu dem dreistrahligen Linsenstern geht nun in folgender Weise vor sich.

Bei einem Schweinsembryo von 43 mm Länge (nicht abgebildet) zeigte sich die proximale Naht nicht mehr als gerade Linie, sondern sie war in einem stumpfen Winkel gebogen, so daß an ihr 2 Schenkel unterschieden werden konnten.

Bei einem Embryo von 50 mm, dessen Linse Fig. 212 No. 3 in axialem Schnitte abgebildet ist, fand sich der weitere Schritt, daß dort, wo die beiden Schenkel der Naht im stumpfen Winkel aneinander stoßen, ein dritter Schenkel in der Anlage begriffen ist, als dritter Strahl des sich bildenden Linsensterns. Besonders instruktiv für dieses Stadium ist eine Serie von Aequatorialschnitten; dieselbe zeigt, von der proximalen Oberfläche der Linse beginnend, zuerst 3 Schenkel, dann 2, die mehr und mehr in eine Gerade rücken, dann geradlinige Spalte, dann Centralfasern ohne Spalte, endlich distal wieder lineare Spalte, aber rechtwinklig zur proximalen.

In den folgenden Stadien wird der dritte Strahl allmählich länger, und es entsteht auch ein distaler Stern, später als der proximale und

in Abhängigkeit von diesem. Erst bei Embryonen von 100—130 mm Länge haben die dritten Strahlen die gleiche Länge wie die beiden primären Strahlen und damit die Linsensterne ihre Schönheit und Regelmäßigkeit erlangt.

Die Ordnung der Zellen der Epithelgrenze zu meridionalen Reihen und damit die Bildung der Uebergangszone zwischen Centralfasern und radiären Lamellen fällt beim Schwein in das Fig. 212 No. 2 abgebildete Stadium der Linsenbildung bei Embryonen von ungefähr 36 mm Länge. Bei einem Embryo von 76 mm bestanden die Radiärlamellen (meridionalen Faserreihen) schon aus 8—10 Fasern.

Die Degeneration der centralen Fasern beginnt bei Schweinsembryonen zwischen 40 und 50 mm Länge. Zunächst fällt bei Fig. 212 No. 3 auf, daß die centralsten Fasern nicht mehr gleichmäßig, sondern in ihrem distalen Teil stärker gebogen sind als im proximalen, wodurch die Gesamtmasse eine Form erhält, „welche an die antiker Urnen erinnert". Zugleich sind diese centralsten Fasern, scheinbar durch Kompression von der Nachbarschaft her, kürzer und dicker geworden und unregelmäßig wellig verbogen.

Die Kerne der centralsten Fasern tragen schon die deutlichen Kennzeichen der Rückbildung an sich; diese schreitet in der Folge, von der Achse her beginnend, stetig fort, so daß bei Embryonen von 115 mm und mehr nicht nur die centralsten, sondern auch die in weiterem Umkreis nach außen sich anschließenden Centralfasern keine Spur von Kernen mehr besitzen.

Nicht ohne Interesse ist die Veränderung der Gesamtform der Linse, die sich im Verlauf der hier besprochenen späteren Stadien vollzieht und aus den 4 Abbildungen der Fig. 212 gut ersichtlich ist. Im Stadium von No. 1 ist die Linse vorn (distal) entschieden stärker gewölbt als hinten (proximal); später, in No. 2 und 3, zeigt sie vorn und hinten eine ungefähr gleich starke Wölbung; schließlich aber flacht sich die vordere Fläche mehr ab, und die hintere wölbt sich stärker, so daß von einem Stadium ab, in dem die Länge des Embryo ungefähr 68 mm beträgt, die in No. 4 wiedergegebene Form, d. h. die auch für das ausgewachsene Schwein charakteristische, definitive Gestalt der Linse hergestellt erscheint.

Die gegebene Darstellung, die im wesentlichen auf den Rabl'schen Untersuchungen am Kaninchen und Schwein ruht, kann im großen und ganzen für die typische Entwickelungsweise der Linse der Säugetiere als maßgebend angesehen werden. Es liegen aber einige Beobachtungen an anderen Vertretern der Klasse vor, welche nicht ganz damit übereinzustimmen scheinen.

Vor allem weicht die Maus in der Bildung des Linsensäckchens ab. Kessler (1871, p. 11), der als erster bei Säugetieren die Einstülpung der Linsenanlage beschrieben hat, konnte, da er vorzugsweise Mausembryonen benutzte (seine Fig. 5 giebt den Schnitt durch die Linsengrube eines solchen trefflich wieder), mit vollem Recht auch für die Säuger den von Remak fürs Hühnchen aufgestellten Typus der Linsenbildung bestätigt finden. Denn, wie er in seiner ausführlichen Abhandlung (Kessler 1877, p. 13, Fig. 66, 67 A) genauer schildert und abbildet und neuerdings Nussbaum (1900, p. 28) es im wesentlichen bestätigt, zeigt bei Mausembryonen die Wand der Linsengrube während des ganzen Verlaufes ihrer Einbuchtung und Abschnürung eine glatte Oberflächenkontur und keine Spur von Zellen,

die etwa aus dem Epithelverband austreten oder ausgetreten wären.

Kessler erwähnt dabei schon, was wir oben wiederholt als für die Säugetiere charakteristisch konstatiert haben, daß die stärkste Vertiefung der Einbuchtung nicht dorsalwärts wie beim Hühnchen, sondern ventralwärts liegt. Außerdem hebt er auch bereits die durch Rabl's Untersuchungen neuerdings ins Licht gestellte Thatsache hervor, daß die Verdickung des Ektoderms in der Wand der Linsengrube „weniger durch eine numerische Zunahme der Zellen“ bedingt ist, als vielmehr „durch ein schon jetzt beginnendes Längenwachstum der einzelnen Zellen, wodurch diese sich palissadenartig nebeneinander ordnen“, mit anderen Worten, daß die Wand des Linsenbläschens von Anfang an als ein einschichtiges Epithel anzusehen ist.

Auch Nussbaum (1900, p. 28) giebt an, daß bei Mausembryonen von 6 mm Länge, wo die Abschnürung der Linsengrube beginne, das Epithel einschichtig, die Zellen schon verlängert und die Mitosen an der freien Oberfläche gelegen seien. Bei einem Embryo von 9 mm war die Linse abgeschnürt, die Linsenhöhle eine schmale, halbmondförmige Lücke.

Bei Vespertilio murinus verläuft nach Nussbaum die Linsenbildung in ähnlicher Weise wie bei der Maus, doch liegen in der gebogenen breiten Linsenhöhle der eben abgeschnürten Linsenblase bei 6—7 mm langen Embryonen „einige zu Grunde gehende Zellen“.

Da nun Kessler (1877, p. 15) sogar bei Mausembryonen, wo doch im allgemeinen der Einstülpungsvorgang ein reiner ist, in einzelnen Fällen „solche ins Gerinnsel der Linsenhöhle eingebettete Zellen“ gefunden hat, so scheint mir jener Differenz die ihr vielfach beigelegte Wichtigkeit nicht zuzukommen.

Für rudimentäre Vorgänge sind ja individuelle, sowie von einer Art zur anderen wechselnde Variationen bezeichnend. Wenn also das Epithel der Linsengrube innerhalb der Klasse der Säugetiere bei nahestehenden Formen zeitweise so verschieden sich verhält, bei den einen durch zahlreich austretende Zellen einen die Höhle beinahe ausfüllenden Zellpfropf bildet, bei anderen nur weniger oder wohl auch gar keine Zellen ausscheiden läßt, sondern sich einfach nach dem Sauropsidentypus einstülpt, und wenn dann trotzdem weiterhin bei allen Formen der Entwickelungsgang in ganz übereinstimmender Weise sich vollendet und überall die ausgetretenen Zellen, mögen es viele oder wenige sein, auffallend rasch degenerieren und spurlos verschwinden, so vereinigen sich alle diese Befunde zu dem Gesamtbild eines in Rückbildung begriffenen morphogenetischen Prozesses. Im Hinblick auf die bei Anamniern bestehenden Vorgänge der Linsenbildung liegt es nahe und dürfte nicht als gewagt erscheinen, anzunehmen, daß bei den Vorfahren der Säugetiere ebenfalls temporärer Verschluß des Linsensäckchens bestanden und sich durch Zellenproliferationen hergestellt hat, ungefähr so, wie wir es heute an Selachierembryonen beobachten.

Besonders umfangreich wird der die Linsengrube ausfüllende rudimentäre Zellenpfropf bei Wiederkäuerembryonen, woraus sich die irrtümliche Auffassung erklärt, die zeitweise über die Linsenbildung bei Säugern in Geltung war; bei Embryonen vom Rind schwillt er so beträchtlich und so rasch an, daß eine eigentliche Grube überhaupt nicht in die Erscheinung tritt. Schon während der ersten Einsenkung finde ich die von dem Cylinderepithel des Ektoderms gebildete Vertiefung stets

von einem Konglomerat unregelmäßiger Zellen angefüllt, die bei Embryonen von 8—9 mm einen in der Vertiefung sitzenden, halbkugelig prominierenden Knopf bilden.

Derartige Stadien haben Julius Arnold bei seiner Darstellung der Linsenentwickelung vorgelegen, seine Abbildungen (1874, Fig. 15; 1874*, Taf. I, Fig. 3) sind mir nach meinen Präparaten vollkommen verständlich. Er beschreibt (1874*, p. 5, 7) eine kugelige Verdickung des Ektoderms, an der 3 Lagen zu unterscheiden seien: „eine äußere mehr längsstreifige, eine innere radiär gezeichnete und eine mittlere, etwas lichtere und gekörnte". Die „äußere" dieser 3 Lagen ist so, wie Arnold sie beschreibt und abbildet, in meinen Präparaten nicht vorhanden; allerdings besitzt der prominierende Knopf einen Belag von Zellen, welche kleiner sind, sich schwächer tingieren und lockerer sitzen, von der Hauptmasse aber doch nicht eigentlich different erscheinen. Ich möchte mich daher der Vermutung Kessler's (1877, p. 17) anschließen, daß jene „äußere Lage" ein Artefakt war, bedingt durch anhaftendes Gerinnsel. Denkt man sich diese Schicht aus der Arnoldschen Abbildung hinweg, so bleibt ein Bild, das mit meinen Präparaten von 8,7 und 8,8 mm langen Rindsembryonen gut vereinbar ist.

Das Ektoderm senkt sich hier, ähnlich wie beim Kaninchen, ein und bildet als ein beträchtlich verdicktes, aber trotz der Uebereinanderschiebung der Kerne doch mit Wahrscheinlichkeit als einschichtig aufzufassendes Cylinderepithel eine Bucht, deren Höhlung jedoch ganz gefüllt ist von einer Masse unregelmäßiger Zellen mit rundlichen Kernen. Dieses Zellenkonglomerat schließt sich in der Vertiefung dicht an das Cylinderepithel an, doch ist fast überall die Grenze des letzteren, also gewissermaßen seine Oberflächenkontur zu erkennen, so daß das Konglomerat sich nicht in Kontinuität als oberflächliche Schicht eines geschichteten Epithels, sondern in Kontiguität als eine differente, jenem Epithel nur innig anliegende Zellenmasse darstellt. Nur im peripherischen Gebiet wird jene Kontur undeutlich, und nach dem Rande zu kommt eine Gegend, wo das Epithel der Grube sich kontinuierlich in das Zellenkonglomerat fortsetzt. An den Rändern der Grube hört das letztere in scharfer Grenze auf und ist von Rand zu Rand hügelartig vorgewölbt; dadurch entsteht im ganzen das Bild eines kleinen Tumor, der aus der Grube hervorwächst.

Mit diesem Befund läßt sich, wie gesagt, die Arnold'sche Abbildung Taf. I, Fig. 3, wenn man die „äußere Lage" wegdenkt, ganz gut vereinigen. Die Darstellung dagegen, die Arnold nun weiter von der Entstehung der Linsenblase giebt, ist nicht zutreffend.

Bei fortschreitender Entwickelung nämlich wird durch die Aufrichtung und Vereinigung der Grubenränder das gesamte Zellenkonglomerat in die Linsenblase hineingedrängt, und diese letztere entsteht durch Epithelabschnürung wie bei anderen Säugern. In den Schnitten eines Rindsembryo von 9,6 mm finde ich die Umschlagsränder des Epithels an der Grubenöffnung noch nicht ganz, aber beinahe in gegenseitiger Berührung, sie greifen über das Zellenkonglomerat hinweg, stehen mit demselben jedoch noch in so inniger Verbindung, daß die Grenze beider auch jetzt noch undeutlich ist. Im Grunde der Grube dagegen erscheint das Zellenkonglomerat jetzt vollkommen abgetrennt durch einen Spaltraum von Gestalt eines distalwärts konkaven Meniskus. So entsteht ein Schnittbild ähnlich wie etwas später in den Linsenanlagen von Pristiurus, die oben

Fig. 199 No. 5 und 6 abgebildet sind, wo die distale Wand der Linsenblase eine kugelige Verdickung und dadurch die ganze Linsenblase ein Bild zeigt, ähnlich dem Durchschnitt eines primitiven Molluskenauges, in welchem die distale Wand die Linse, die proximale Wand die Netzhaut liefert. Während nun weiterhin durch die Abschnürung der Linsengrube vom Ektoderm jenes Zellenkonglomerat ganz umfaßt und eingeschlossen wird, schreitet die Degeneration der dieselbe zusammensetzenden Zellen ziemlich rasch fort, so daß schon bei Rindsembryonen von 12 mm nur noch Chromatinkörnchen und einzelne Haufen von Zellen, bei Embryonen von 15 mm, wo die Linsenhöhle durch ansehnliche Verdickung der proximalen Wand nun einen proximalwärts konkaven meniskoidalen Raum darstellt, nur noch unscheinbare Reste nachweisbar sind. Im weiteren Verlauf stimmt die Entwickelung der Linse beim Rind im wesentlichen durchaus mit der überein, wie sie oben vom Kaninchen geschildert wurde.

Vergleichen wir mit diesen Befunden an Rindsembryonen nochmals die Darstellung Arnold's, so fehlt in dieser die Beobachtung des durch Vereinigung der Epithelränder sich vollziehenden Abschlusses der Linsengrube, durch welchen das epitheliale Linsenbläschen gebildet und das Zellenkonglomerat in letzteres eingeschlossen wird. Dies war der schwache Punkt der Untersuchung, der zur Folge hatte, daß über die Bildung der distalen Wand des Bläschens keine klare Vorstellung gewonnen werden konnte. So mußte die Darstellung sich begnügen, zu sagen (Arnold, 1874, p. 309), „daß die Linse bei Rindsembryonen aus einer soliden Wucherung der inneren Lage des oberen Keimblattes entstehe, welche erst durch eine Einschmelzung der central gelegenen Zellen zur Blase sich gestalte“ — eine Fassung, die, wenn auch im Wortlant nicht geradezu falsch, dem Sinne nach doch irrtümlich und für die nachfolgenden Untersucher irreleitend war. Im übrigen enthält ja die Arnold'sche Abhandlung (1874*) über die weitere Entwickelung auch der Linse manche treffliche Beobachtung, und das Lob, das ihr Rabl (1900, p. 19) spendet, ist sicherlich wohlbegründet.

Schon v. Mihalkovics (1875, p. 384) hat die Arnold'sche Darstellung auf Grund der Untersuchung eines 11 mm langen Rindsembryo vollkommen richtig beurteilt und mit seinen Befunden an Kaninchenembryonen in Einklang gesetzt. Unverständlich ist es, wie er zu der unrichtigen Angabe gekommen ist, das Ektoderm der Säugerembryonen sondere sich, wie das der meisten Anamnier, in zwei Schichten, Grund- und Deckschicht (siehe oben p. 203), während doch bis in relativ späte Stadien, jedenfalls bis in Perioden herein, wo die Linse bereits abgeschnürt ist, das Ektoderm der Säugetierembryonen ganz allgemein einschichtig bleibt. In diesem Punkte dürfte er wohl durch das Vorhandensein des Zellenkonglomerates in der Linsengrube getäuscht worden sein, das doch, wie wir gesehen, seine ganz besondere Entstehung und Bedeutung zu haben scheint.

Auch Kessler (1877, p. 18) spricht von Grund- und Deckschicht bei der Diskussion über die Arnold'sche Darstellung und die Bedeutung des Zellenkonglomerates, obschon seine schönen Abbildungen die Einschichtigkeit des Ektoderms in der Umgebung der Linsengrube aufs deutlichste demonstrieren. Daß seine Abhandlung (1877) die Anschauungen über die Entstehung der Linse wesentlich geklärt und unsere Kenntnisse gefördert hat, geht schon aus den weiter oben von mir gemachten Bemerkungen hervor; bis zu Rabl herauf ist es aus neuerer Zeit zweifellos die bedeutendste Arbeit über den Gegenstand.

Auch Kölliker (A. L. I, 1879, p. 633—636) hat zur Feststellung der uns hier beschäftigenden Thatsachen beigetragen durch vortreffliche Beobachtungen an Kaninchenembryonen; er bildet Fig. 394 die als „warzenförmige Auflagerung“ am Boden der Linsengrube gelegene Zellenmasse ab, spricht sich über dieselbe jedoch im Text nicht aus.

Gottschau (1886, 1886*) widmet der letzteren besondere Aufmerksamkeit, seine Stellungnahme ist aber unklar. Er stimmt den Ansichten Arnold's und v. Mihalkovics' bei, während doch diese beiden Forscher untereinander keineswegs übereinstimmen. Besonders schließt er sich der von v. Mihalkovics aufgestellten Meinung an, daß der Zellenhaufen die transitorische Rolle einer „Ausfüllungsmasse“ für die ohne ihn hohle Linsenblase spiele und eingeschmolzen werde, sobald sich die Grundschicht um ihn zu einer Kugel geformt habe. Die von Gottschau in Aussicht gestellte ausführliche Abhandlung über den Gegenstand ist nicht erschienen.

Mensch.

Die Beobachtungen über die Linsenentwickelung beim Menschen sind noch lückenhaft; wir besitzen solche von Kölliker (A. L. II, 1861, p. 278), Kessler (1877), Van Bambeke (1879), His (A. L. III, 1880 †), Kölliker (1883), Herr (1893), Kollmann (A. L. II, 1898), Rabl (1900), Fuchs (1903).

Die ältere Angabe Kölliker's betrifft einen 4 Wochen alten Embryo, bei dem die Linse bereits abgeschnürt war.

Kessler ist daher der erste, der die offene Linsengrube beim Menschen beobachtet hat bei einem Embryo aus dem Anfang der 4. Woche. Auf der kleinen Vorwölbung, welche am Kopf des Embryo von der Augenblase gebildet wird, bemerkte er schon mit bloßem Auge einen kleinen dunklen Punkt und erkannte mit der Lupe, daß derselbe einer tiefen Grube entsprach. Mikroskopische Schnitte ergaben dann, daß die Tiefe sowohl wie die Gestalt dieser Linsengrube ganz dieselbe waren, wie in entsprechenden Präparaten von der Maus, d. h. also, daß das Ektoderm hier zu einem kugelförmigen Säckchen eingestülpt und im Gebiet der Einstülpung durch Streckung seiner Zellen auf das Drei- und Vierfache verdickt war, daß es dabei aber seine Oberflächenkontur scharf bewahrt hatte und ausgeschiedene Zellen, wie bei Wiederkäuerembryonen, sich in der Grube nicht vorfanden.

Auch Kölliker hat in seiner späteren Publikation (1883) die offene Linsengrube beschrieben und nach Schnitten abgebildet von einem Embryo von 8 mm Länge aus dem Ende der 4. Woche. Die Abbildung ist wiedergegeben von Kollmann (1898, Fig. 342) und von Nussbaum (1900, Fig. 20). Die Tiefe der Grube erscheint in der Abbildung zur Hälfte ausgefüllt von einer anscheinend homogenen Masse, welche jedoch weder in der Figurenerklärung noch im Text Erwähnung findet; es macht den Eindruck, als ob es sich um ein in der Tiefe der Grube hängen gebliebenes Gerinnsel, also um einen Fremdkörper gehandelt habe, so daß das Präparat nicht in Widerspruch steht zu Kessler's Beschreibung.

Die in Abschnürung begriffene Linsenblase ist beschrieben bezw. abgebildet worden von Van Bambeke (1879), His (1880), Fuchs (1903). Die Abbildung von Van Bambeke ist bei Kollmann und bei Nussbaum reproduziert, bei letzterem außerdem noch die be-

treffende Figur von HIS. Die Abbildung von FUCHS ist nach einem Präparat FERD. HOCHSTETTER's angefertigt. In den 3 Fällen stand die rundliche Linsenblase durch einen breiten, sanduhrförmig eingezogenen epithelialen Stiel noch im Zusammenhang mit dem Ektoderm. In dem Fall von HIS schien der Zugang zur Höhlung noch nicht vollständig geschlossen zu sein, in den beiden anderen Fällen dagegen war der Abschluß vollendet, bei dem Objekt VAN BAMBEKE's die ursprüngliche Einstülpungsstelle aber noch erkennbar an einer kleinen trichterförmigen Vertiefung. Der HIS'sche Embryo war 7,5 mm lang, das Alter des VAN BAMBEKE'schen wird auf etwa 4 Wochen, das des HOCHSTETTER-FUCHS'schen auf 27 Tage angegeben. Man kann also sagen, daß beim menschlichen Embryo die Abschnürung des Linsenbläschens zu Ende des 1. Monats sich vollzieht.

Eine kaum oder eben abgeschnürte Linse beschreibt und zeichnet KÖLLIKER (1883, Fig. 7) von einem menschlichen Embryo, der ebenfalls dem Ende des 1. Monats (4. Woche) angehörte.

In der fünften Woche findet sich die Linsenblase vollständig abgeschnürt und die Zellen der proximalen Wand bereits zu Linsenfasern ausgewachsen. Die beste Abbildung dieses frühen Stadiums der menschlichen Linse rührt von RABL her und ist in der nebenstehenden Fig. 213 wiedergegeben. Im Vergleich mit ungefähr gleich weit entwickelten Linsen von Kaninchen (Fig. 209 No. 7 und 8) erscheint hier das Epithel der distalen Wand auffallend mächtig; dasselbe darf zwar als ein einschichtiges Epithel aufgefaßt werden, die Zellen desselben sind aber so dicht zusammengedrängt, daß sich die Kerne zu 2 bis 3 Reihen übereinander ordnen. Die proximale Wand ist sehr regelmäßig gestaltet; die Linsenfasern, die in der Achse geradlinig gestreckt stehen, gewinnen nach der Epithelgrenze zu mehr und mehr eine peripheriewärts konkav gebogene Form und schließen so am Aequator unmittelbar an die Zellen des Epithels an. Die Kerne der Linsenfasern liegen in einer verhältnismäßig schmalen Zone beisammen, in einer Anordnung, wie sie sich bei Kaninchenlinsen erst auf einem späteren Stadium herstellt.



Fig. 213. Linse eines 30—31 Tage alten menschlichen Embryo. Nach RABL. Vergr. 130:1.

Von besonderem Interesse ist die Zellenmasse, die sich im Lumen dieser menschlichen Linse vorfindet. Dieselbe ist nämlich nicht wie in den oben beschriebenen Kaninchenlinsen (Fig. 209, No. 5 und 6) der proximalen, sondern der distalen Wand angeschlossen. Während die Linsenfaserwand sich gegen das Lumen als scharf begrenztes Polster vorwölbt, haftet an der konkaven Oberfläche der Linsenepithelwand ein Zellenkonglomerat. Die Zellen desselben verfallen von der Lumenseite her der Degeneration, so daß die oberflächlichen Zellen bereits degeneriert, die tieferen, d. h. die der Epithelwand näher liegenden noch wohlerhalten erscheinen. Durch dieses Zellenkonglomerat erinnert die hier vorliegende menschliche Linse an Befunde, wie sie oben (p. 222) im Zusammenhang mit den Vorgängen bei Wiederkäuerembryonen besprochen wurden. Wir

fanden an den dort besprochenen Schnittbildern Anklänge an die Linsenentwickelung bei Pristiurus (Fig. 199 No. 5 und 6), welche wie diese eine gewisse Aehnlichkeit mit primären Augen Wirbelloser erkennen ließen. Das der distalen Linsenblasenwand anhaftende Zellenkonglomerat würde diesem rückwärts schweifenden Blick als der Rest einer primären Linse erscheinen können. Thatsächlich beweist sein Vorhandensein, daß auch bei menschlichen Embryonen, obschon hier die erste Abschnürung rein einschichtig epithelial zu sein scheint, bei der Abschnürung sich doch ein Zellenpfropf bildet, der, in das Lumen eingeschlossen, allmählicher Resorption verfällt.

Auch bei dem ein wenig älteren, ungefähr der 6. Woche angehörigen, menschlichen Embryo, den Herr (1893) beschreibt, fanden sich noch Zellen und Zellenreste in der Linsenhöhle, und zwar in übereinstimmender Orientierung. Gemäß dem fortgeschrittenen Wachstum zeigt sich die Linsenfaserwand mächtiger, dagegen die Durchmesser der distalen Wand und des Lumens geringer geworden, wie es die hier in Millimetern gegebenen Maße der axialen Durchmesser der von Rabl und der von Herr beschriebenen Linsenblase erkennen lassen:

	Distale Wand	Lumen	Linsenfaserwand
Rabl:	0,027	0,100	0,134
Herr:	0,016	0,065	0,184

An der Lumenfläche des Linsenepithels nun, „dort, wo die Linsengrube sich zum Säckchen abgeschnürt hat“, findet sich eine aus 1—2 Zellenlagen bestehende Zellmasse, einen Wulst bildend von 0,054 mm Länge, 0,075 mm Breite und bis zu 0,007 mm Dicke. Auf den ersten Schnitten, die diese Zellmasse streifen, sieht man die Zellen nicht eine kontinuierliche Reihe bilden, sondern einzeln dem Epithel fest anliegen, mit ihrem größten Durchmesser parallel der Linsenwölbung. Auf einem der weiteren Schnitte, die die Zellmasse voll durchsetzen, geht diese letztere ohne scharfe Grenze in die Linsenwand über und macht den Eindruck, als wäre sie daraus hervorgewuchert; und auf demselben Schnitt ist auch ihre Begrenzung gegen die Linsenhöhle undeutlich, so daß hier der Eindruck peripherer Auflösung entsteht. Sonst aber ist die Masse überall nach beiden Seiten hin durch scharfe Konturen abgegrenzt. Den Verdacht, daß es sich bei diesen Beobachtungen etwa um ein Kunstprodukt durch Beschädigung des Objektes gehandelt haben könnte, schließt Herr bestimmt aus und betont, daß an beiden Augen des betreffenden Embryo der beschriebene Befund identisch war; weiter äußert er sich nicht über Entstehung und Bedeutung der Zellenmasse.

Genaue Angaben macht er über das Verhalten der Kerne. Die der Linsenfasern liegen dicht gedrängt in einer Zone, die in der Höhe des Aequators in distalwärts konvexem Bogen von Rand zu Rand verläuft.

Kernteilungen finden sich in den Linsenfasern nicht mehr. Es ist also durch dieses Objekt auch für menschliche Embryonen die allgemein giltige Regel bestätigt, daß die Linsenfasern, sobald sie eine gewisse Länge erreicht haben, nicht mehr fähig sind, sich durch Teilung zu vermehren; und zwar ergiebt ein Vergleich mit den oben geschilderten Befunden an Kaninchenembryonen, daß die hierfür entscheidende Faserlänge bei den beiden

Formen ungefähr die gleiche ist, nämlich ungefähr 0,180 mm. Wenn diese erreicht ist, dann wachsen auch bei menschlichen Embryonen die Fasern nur noch in die Länge, die Faserneubildung dagegen erfolgt von nun ab ausschließlich auf der Grenze von Linsenepithel und Linsenfasermasse dadurch, daß vom Epithel her eine Zelle nach der anderen zur Faser auswächst und sich ihrer Vorgängerin auflagert.

Die durch Kernteilung eingeleitete Zellvermehrung ist fürderhin auf das Linsenepithel beschränkt, und HERR giebt an, daß auch bei seinem Objekte Mitosen an den verschiedensten Stellen des Linsenepithels, am zahlreichsten aber in derjenigen Gegend vorhanden waren, wo das Epithel an die Linsenfasermasse angrenzt. Das ist die Gegend, wo im weiteren Verlauf der Entwickelung wie bei den oben studierten Säugern, so auch beim menschlichen Embryo eine regelmäßig meridionale Ordnung der Epithelzellen sich herstellt und dadurch bedingt die von RABL als Radiärlamellen bezeichneten Faserreihen ihre Entstehung gewinnen.

Die weitere Ausgestaltung des Linse scheint bei menschlichen Embryonen im wesentlichen genau so zu verlaufen, wie wir es oben für größere Säuger (Schwein) geschildert haben.

Zu Ende des 2. oder Anfang des 3. Monats ist die Verdickung der Linsenfaserwand so weit gediehen, daß diese letztere sich an die distale Wand anlegt und das Lumen der Linsenblase auf einen feinen Spalt reduziert. KÖLLIKER (1883, Fig. 9) hat die Linse eines Embryo dieses Alters (21 mm Kopf-Steißlänge) beschrieben und abgebildet und die Durchmesser derselben auf 0,430—0,540 mm angegeben. Die Linse ist im 3. Monat kugelig, ihre proximo-distale Achse überwiegt sogar ein wenig gegenüber den äquatorialen Durchmessern. Zu Ende des 3. Monats beginnt die Bildung der Nähte, und vom 5. Monat ab hat die Linse einen dreistrahligen Linsenstern.

Beim Neugeborenen soll die Linse $^2/_3$ ihrer definitiven Größe besitzen. Diese letztere bestimmt anzugeben, ist allerdings schwierig, da nach PRIESTLEY SMITH (citiert nach FUCHS 1903) im 65. Lebensjahre die Linse um $^1/_3$ voluminöser sein soll als im 25., das Wachstum der Linse durch Apposition demnach während des ganzen Lebens fortzudauern scheint.

B. Der Augenbecher.

Cupula[1]) optica s. Vesicula optica inversa.

Allgemeine Schilderung auf Grund der Befunde bei Sauropsiden.

Die Umgestaltung der Augenblase zum Augenbecher ist nicht ein Vorgang, der plötzlich einsetzt und rasch verläuft, sondern eine mit

1) Das Wort cupula findet sich in der anatomischen Nomenklatur unter der Bedeutung Kuppel, in Cupula pleurae, Cupula cochleae. Im klassischen Latein bezeichnen cupa (Kufe, Tonne) und das Diminutiv cupula Hohlgefäße; später dagegen kommen sie, wie mir von philologischer Seite mitgeteilt wird, für allerlei jenen Hohlgefäßen ähnlich gewölbte Gegenstände in Gebrauch und finden sich schon auf Inschriften der römischen Kaiserzeit für Grabgewölbe, Grabnischen verwendet. In dieser Bedeutung sei das Diminutiv in der Legendenliteratur des 6. und 7. Jahrhunderts n. Chr. üblich, jedoch meist unter der Schreibung cuppula. Vielleicht wäre es nützlich, diese Schreibung auch in unserer Nomenklatur dort einzusetzen, wo das Wort für Kuppel gebraucht wird. Für Augenbecher scheint mir Cupula besonders deshalb empfehlenswert, weil es zusammenfällt mit dem französischen cupule und englichen cup, die bereits eingebürgert sind.

dem Wachstum ganz allmählich sich ausbildende Formveränderung. Es ist deshalb schwer, für den Beginn dieses Prozesses eine bestimmte Entwickelungszeit anzugeben; man kann beinahe sagen, und zwar gilt dies für alle Klassen der Wirbeltiere: er beginnt schon mit der Anlage der Augenblase. Denn sobald diese, nach Schluß des Medullarrohres, als eine im allgemeinen sackförmige Ausbuchtung des Gehirns auftritt, läßt sie auch schon Merkmale der späteren becherförmigen Gestaltung erkennen, wie es schon z. B. in den Figg. 166, 167, 177 zur Anschauung und im zugehörigen Text zum Ausdruck kam.

Wir konnten an der Augenblase unterscheiden: den Stiel und die eigentliche Blase; und an dieser wiederum die lateralwärts gewölbte, dem Ektoderm anliegende distale, und die dem Gehirnrohr zugekehrte proximale Wand.

Betreffend das Verhältnis von Stiel und Blase war sehr frühzeitig erkennbar, daß der Stiel sich nicht auf der Mitte, sondern am rostral-

Fig. 214.

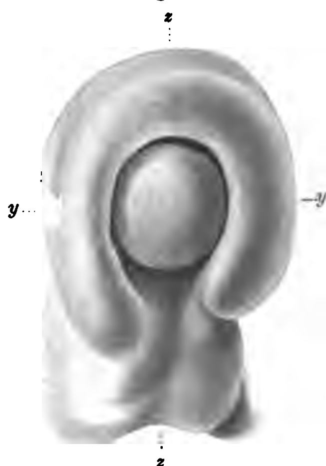


Fig. 215.

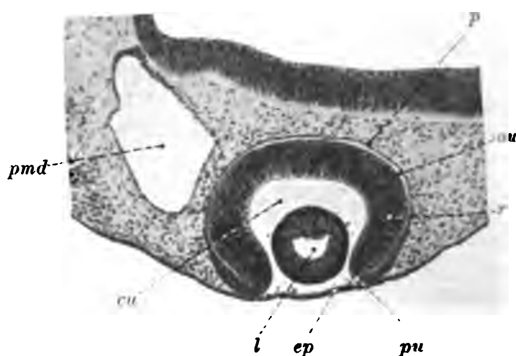


Fig. 214. Plattenmodell des linken Auges eines 2,6 mm langen Embryo von Lacerta vivipara aus der Schnittserie, welcher Fig. 216 entnommen ist. Ansicht von lateral und unten. Vergr. 133 : 1. *y* Schnittebene der Fig. 215. *z* Lage des in Fig. 216 abgebildeten Schnittes.

Fig. 215. Transversalschnitt des Auges eines Embryo von Lacerta vivipara, 2,8 mm Körperlänge. Präp. von A. Froriep. Vergr. 100 : 1. Die Lage des Schnittes entspricht der Linie *y* in Fig. 214. *ep* Epidermis. *l* Linsenblase. *cu* Hohlraum des Augenbechers (Glaskörperraum). *pu* Pupillarrand. *r* Retinalblatt. *au* Rest des Sehventrikels. *p* Pigmentblatt. *pmd* Prämandibularhöhle.

ventralen Rand der Blase inseriert, die Blase also dorsal und kaudal frei überhängt, mit ihrem rostralen und besonders mit dem ventralen Rand dagegen fast ohne Einziehung an die Vorderhirnwand unmittelbar anschließt (vergl. Fig. 163, 165, 187). Und betreffend das Verhältnis der beiden Wände war zu bemerken, daß die mit dem Ektoderm in Berührung stehende distale Wand sich bald gegen die proximale in einem scharfen Winkel abgrenzt (Fig. 173, 182), daß sie dicker wird als die proximale (Fig. 167) und daß sie, dieser Verdickung entsprechend, sich in das Blasenlumen (den Sehventrikel) konvex hineinwölbt, während gleichzeitig der ihrer konkav sich einziehenden distalen Oberfläche anliegende Ektodermbezirk zur Linsenplatte anschwillt.

In all diesen zunächst ganz zarten Andeutungen sind die Anfänge der Becherbildung gegeben. Dadurch, daß ventral der glatte Uebergang der Blase in den Stiel und die Hirnwand dauernd bestehen bleibt, hier also die distale Wand in unmittelbarem Anschluß an den Stiel verharrt ohne Dazwischentreten eines besonderen proximalen Wandabschnittes, ist die Entstehung der Becherspalte (Fissura cupulae, ***embryonale Augenspalte*** der Autoren) bedingt [1]).

Denn offenbar kann die Augenblase, wenn ihre distale Wand ventral am Stiel festgehalten ist, sich weiterhin nicht mehr als aufgetriebene Blase vergrößern, ihr Flächenwachstum wird vielmehr, in der distalen wie in der proximalen Wand, seine Expansion durch Schub nach der Umschlagsgrenze hin zum Ausdruck bringen, was zur Folge hat, daß der Umschlagswinkel immer spitzer, der Sehventrikel enger und die Ausladung des Umschlagsrandes im kaudalen, dorsalen und schließlich auch rostralen Umfang immer bedeutender wird. In-

Fig. 216.



Fig. 217.

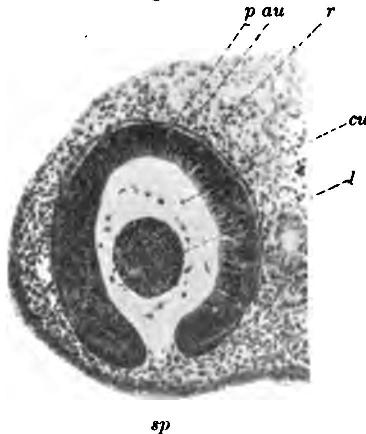


Fig. 216. Frontalschnitt des Auges eines Embryo von Lac. vivip., 2,6 mm Körperlänge. Präp. von A. Froriep. Vergr. 100:1. Die Lage des Schnittes entspricht der Linie *z* in Fig 214. *sp* Gegend der Augenbecherspalte. *st* Stiel des Augenbechers.

Fig. 217. Sagittalschnitt des Auges von Lac. vivip., 2,4 mm Körperlänge. Präp. von A. Froriep. Vergr. 100:1. *p* Pigmentblatt. *au* Rest des Sehventrikels. *r* Retinalblatt. *cu* Höhle des Augenbechers. *l* Linse. *sp* Augenbecherspalte.

---

1) Ich schließe mich den von Kessler (1877, p. 66) geäußerten Bedenken gegen die Bezeichnung „Augenblasenspalte" an, da diese nur geeignet ist, irrtümliche Vorstellungen zu erwecken. Denn die Augenblase hat keine Spalte, sie ist vielmehr zu allen Zeiten, vor und nach ihrer Einstülpung ein geschlossener Sack. Wohl aber hat der Augenbecher eine Spalte im strengen Sinne des Wortes, und ich nenne die Bildung deshalb Augenbecherspalte.

H. Virchow (1901, p. 775) bekämpft mit Recht die Ausdrücke „Augenspalte" und „Chorioidealspalte", er wird aber zugeben, daß auch die Bezeichnung „Augenblasenspalte" einer strengeren Kritik nicht standhält. „Netzhautspalte" dagegen ist ein nicht ohne weiteres zu verwerfendes Synonym für Becherspalte, denn Retina im weiteren Sinne (d. h. inkl. Pigmentblatt, sowie Pars ciliaris und iridica) einerseits und Augenbecherwandung andererseits sind ein und dasselbe.

dem so der Grundteil der distalen Wand zurückgehalten, bei weitergehendem Wachstum sogar mehr und mehr in die Tiefe gedrängt wird durch die Emporwölbung des Randteiles, würde ein doppelwandiges Hohlgefäß von Kugel- oder Halbkugelform zu stande kommen, wenn nicht eben ventral das Randwachstum ganz ausbliebe. An dieser Stelle entsteht daher eine Lücke in der Kugelwand, und zwar muß diese, je mehr der Randteil im ganzen Umfange sich vorwölbt, desto tiefer werden und, je mehr sich das ganze Organ vergrößert, desto enger erscheinen.

Das Resultat dieses Wachstumsvorganges ist die eigentümliche Gestalt des Augenbechers, wie sie durch die Figg. 214—222 veranschaulicht wird.

Fig. 214 zeigt das Plattenmodell der linksseitigen Augenanlage eines 2,6 mm langen Eidechsenembryo von lateral und unten gesehen. Die Linie *y* bezeichnet die Lage des in Fig. 215, die Linie *z* diejenige des in Fig. 216 abgebildeten Schnittes; die Schnitte Fig. 217 und 218 liegen parallel zur Ebene des Papieres, und zwar der erstere noch im

Fig. 218.

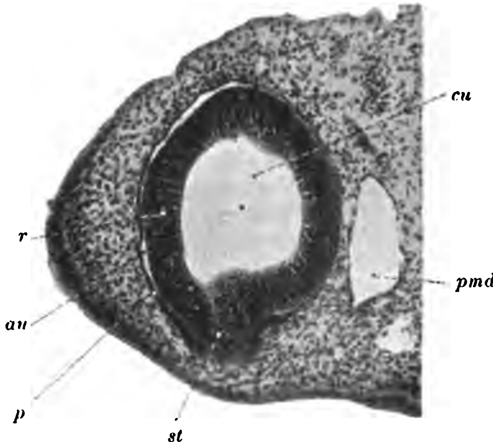


Fig. 219.



Fig. 218. Sagittalschnitt aus derselben Serie wie Fig. 217, 4 Schnitte zu je 10 μ weiter medialwärts gelegen. *cu* Augenbecherhöhle (Glaskörperraum). *r* Retinalblatt. *au* Rest des Sehventrikels. *p* Pigmentblatt. *st* Stiel des Augenbechers, zugleich Grund der Becherspalte. *pmd* Prämandibularhöhle.

Fig. 219. Plattenmodell des linken Augenbechers wie Fig. 214. Linse entfernt. Laterale Ansicht. Vergr. 133 : 1.

Gebiet der Becherspalte, der letztere im Ansatzgebiet des Becherstieles. Vereinigt man diese Bilder in der Einbildungskraft, so dürfte eine befriedigende Gesamtvorstellung des Organs zu stande kommen, welche durch die Figg. 219—222 noch ergänzt wird.

Fig. 219 giebt eine rein laterale Ansicht des Augenbechers ohne die Linse, man blickt also hier durch die vom Umschlagsrand des Augenbechers gebildete Pupillaröffnung in die Becherhöhle hinein. Wie schon in Fig. 214, so ist auch hier zu bemerken, daß die Becherspalte sich nicht genau ventral-, sondern ventral- und kaudalwärts öffnet. Dies ist dadurch bedingt, daß der Umschlagsrand rostral (im Bilde links) weiter ventralwärts herabreicht als kaudal, oder anders ausgedrückt, daß die rostrale Spaltenlippe länger ist als die kaudale.

In der Furche, durch welche die letztere, die kaudale Lippe, gegen den Augenbecherstiel sich absetzt (in Fig. 218 quer geschnitten), liegt eine Gefäßsprosse, die sich von dem den Augenbecher umspinnenden Blutgefäßnetz in die Spalte vorschiebt und hier endigt, wie der Schnitt Fig. 216 zeigt, wo im Lumen des Gefäßes 2 Blutkörperchen liegen. Der Augenbecherstiel ist dorso-ventral ein wenig abgeplattet und läßt an seiner ventralen Fläche eine ganz flache Einziehung oder Furche erkennen, die nach seiner Basis hin verstreicht. Es scheint mir nun nicht uninteressant, daß die erwähnte, in die Becherspalte sich einlagernde Gefäßsprosse bei diesen frühen Stadien nicht, wie man gemeinhin voraussetzen würde, in dieser Einziehung oder Furche ihren Weg nimmt, sondern, wie angegeben, am Rand der kaudalen Spaltenlippe. Denn jene ventrale Einziehung oder Furche[1]) wird von den meisten Autoren mit dem Vordringen der Grfäße in Zusammenhang gebracht, etwa als Abdruck derselben. Wenn nun hier die Gefäßsprosse gar nicht in der ventralen Furche des Stieles, sondern in dem Winkel an der kaudalen Spaltenlippe gelegen ist, so wird man sich fragen, was jene Furche zu bedeuten hat. Und da kommt in Betracht, daß, wie oben ausgeführt, die ventrale Wand des Stieles von Anfang an und während der ganzen Entwickelung der Augenblasen immer in unmittelbarem Zusammenhang mit der distalen Wand, d. h. dem Retinalblatt, bleibt und so die Verbindungsbrücke zwischen dieser und

Fig. 220.



Fig. 221.



Fig. 220. Plattenmodell des linken Auges wie Fig. 214, vom Gehirn abgetrennt. Vergr. 133:1. Ventral-kaudale Ansicht, so daß man durch die Becherspalte in den Glaskörperraum blickt.

Fig. 221. Plattenmodell des linken Auges wie Fig. 220. Kaudale Ansicht. Durch unterbrochene Linien ist der Umriß des Sehventrikels und die Begrenzung der Becherhöhle eingetragen. Vergr. 133:1.

dem Gehirn darstellt. Diese Verbindungsbrücke aber ist der Weg, auf dem später die Sehnervenfasern von der Retina zum Gehirn wachsen.

Es leuchtet ohne weiteres ein, daß hierin eine morphogenetische Beziehung von großer Wichtigkeit vorliegt: der Lichtreceptionsapparat hält sich den kürzesten Weg zum Centralorgan offen. Dies ist das eigentliche Motiv für die Entstehung der

1) Von einigen Autoren wird die ventrale Einziehung am Augenbecherstiel als eine Besonderheit der Säugetierembryonen angesehen, dieselbe ist jedoch auch bei Sauropsiden erkennbar, nur weniger tief und proximalwärts bald verstreichend.

Augenbecherspalte, die als Abflachung der ventralen Wand auch auf den Augenbecherstiel sich fortsetzt.

Fig. 220 stellt dasselbe Modell dar, welches schon in Fig. 214 abgebildet war, nun aber durch einen Querschnitt des Augenstiels vom Gehirnrohr abgetrennt und so gedreht, daß man die Augenanlage von unten und hinten betrachtet. Man blickt daher durch die Becherspalte auf die Linse und in die hinter der Linse gelegene Becherhöhle hinein. Auch in dieser Ansicht läßt sich an der kaudalen (im Bilde oberen) Spaltenlippe der einspringende Winkel am Augenstiel gut erkennen, in den sich (vergl. Fig. 218) die erwähnte Gefäßsprosse lagert. Desgleichen kommt die flache Einziehung an der ventralen Fläche des Augenstiels zur Anschauung, sowie auch der abgeplattete Querschnitt des letzteren und die flach-halbmondförmige Krümmung, die das Lumen des Ventrikels im Augenstiel aufweist, doch ist zu bemerken, daß diese Krümmung in dieser und der folgenden Figur leider stärker erscheint, als sie am Modell wirklich ist.

Fig. 221 giebt ebenfalls die im Augenstiel abgetrennte Augenanlage, jedoch in annähernd kaudaler Ansicht, wodurch die geringere Ausladung der kaudalen Spaltenlippe im Vergleich zur rostralen gut zur Anschauung kommt, sowie auch das besprochene Relief des Augenstiels. Durch unterbrochene Linien ist in die Zeichnung hineingepaust: der Umriß des Sehventrikels, wie er sich von dem Ventrikelraum im Augenstiel aus zwischen die beiden Blätter der Augenbecherwand hinein fortsetzt, und ferner die distale Oberfläche des Retinalblattes, die die Begrenzung der Becherhöhle bildet, auslaufend oben in die Oberfläche des Umschlagsrandes an der Pupillaröffnung, unten durch die Becherspalte in die ventrale Furche des Augenbecherstiels.



Fig. 222. Plattenmodell des linken Auges wie Fig. 214. Die kaudale Hälfte des Augenbechers ist entfernt, die Linse aber intakt gelassen. Kaudale Ansicht. Vergr. 133:1.

Fig. 222 endlich soll die vorhergehenden Abbildungen erläutern. Es ist wiederum das in Fig. 214 dargestellte Modell im Zusammenhang mit der Gehirnwand und in einer Ansicht von hinten. Vor der Aufnahme jedoch wurde die kaudale Hälfte des Augenbechers samt der zugehörigen Hirnwand entfernt, die Linse dagegen intakt gelassen. So haben wir also in der Abbildung als weiße Fläche die Ebene des Schnittes, der in Fig. 216 abgebildet und dessen Lage in Fig. 214 durch die Linie *s* markiert ist; aus dieser Schnittebene ragt nur die Linse hervor, mit ihrer kaudalen Hälfte sich dem Beschauer entgegenwölbend. Die Abbildung gewährt somit einen Einblick in die künstlich eröffnete Höhle des Augenbechers, in deren Pupillaröffnung die Linse schwebt; zugleich giebt sie eine Anschauung vom Lagen- und Dickenverhältnis der beiden Blätter des Augenbechers, des Retinal- und Pigmentblattes, sowie von dem engen ventrikularen Spaltraum.

der zwischen denselben als Rest des Sehventrikels, d. i. des früheren Hohlraumes der Augenblase, allein noch übrig ist.

Wir haben an der Hand der Figg. 214—222 die Gestalt des eben angelegten embryonalen Auges (der sekundären Augenblase der Autoren) besonders eingehend geschildert, einmal weil der darin vorliegende Entwickelungszustand des Organes, nachdem er durch rasches Wachstum entstanden, verhältnismäßig lange bestehen bleibt und weil er ferner ein in hervorragendem Maße typischer ist, d. h. in der Reihe der Wirbeltiere nur geringe Variationen darbietet.

Die zeitlichen Entwickelungsverhältnisse werden wir am zweckmäßigsten an Hühnerembryonen verfolgen. Hier vollzieht sich die Umgestaltung der Augenblase zum Augenbecher in den letzten Stunden des 2. Brüttages bei einer Körperlänge von 5—6 mm und dem Vorhandensein von 20—24 Urwirbeln. Die Abbildungen Fig. 223 und 224

Fig. 223.

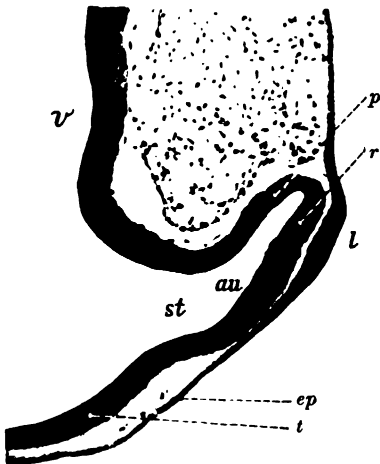


Fig. 224.



Fig. 223. Frontalschnitt der Augenblase eines Hühnerembryo aus dem letzten Drittel des 2. Brüttages. Präp. von M. HEIDENHAIN. Vergr. 100:1. *v* Ventrikelraum des Vorderhirnes. *st* Stiel, *au* Höhle der Augenblase. *p* Pigmentblatt. *r* Retinalblatt. *l* Linsenplatte. *ep* Epidermis. *t* Lamina terminalis des Vorderhirns.

Fig. 224. Transversalschnitt der Augenanlage eines Hühnerembryo vom Ende des 2. Brüttages. Präp. von M. HEIDENHAIN. Vergr. 100:1. *v* Vorderhirn. *st* Stiel des Augenbechers. *p* Pigmentblatt. *r* Retinalblatt. *l* Randteil der Linsengrube.

stammen von zwei Hühnchen, welche beide je 46 Stunden bebrütet waren. Fig. 223 bietet noch das Bild der nicht eingestülpten Augenblase und zeigt, beiläufig bemerkt, am basalen Rand den glatten Zusammenhang der distalen Blasenwand mit der Terminalplatte des Vorderhirns. In Fig. 224 dagegen, deren Schnittebene zu der der vorigen annähernd rechtwinklig steht und infolgedessen jene Beziehung zur Hirnwand natürlich nicht veranschaulicht, stellt die zum Becher eingestülpte Blase dar. Daraus folgt, daß das Flächenwachstum der peripheren Abschnitte beider Wandungen der Augenblase während der letzten Stunden des 2. Brüttages ein außerordentlich lebhaftes sein muß.

Schon im Anfang des 3. Brüttages liegen die beiden Blätter des Augenbechers im Bereich des Bechergrundes einander dicht an, im Ciliarteil dagegen bleibt bis zu Ende des 3. Tages ein Lumen des Sehventrikels erhalten. Fig. 225 ist einem 3 Tage alten Hühnerembryo entnommen, dem Stadium, wo bei 30—35 Urwirbeln der Abschluß des Linsenbläschens eben erfolgt ist; im Bereich der späteren Pars optica der Retina berühren sich Retinal- und Pigmentblatt, der Stiel dagegen und die Umschlagszone sind noch offen.

Zu Beginn des 4. Brüttages legen sich die beiden Blätter auch im Ciliarteil dicht aneinander, wie es Fig. 226 zeigt von einem Hühnerembryo des entsprechenden, in diesem Handb., Bd. I, Abt. 2, p. 98. Fig. 37i abgebildeten Stadiums.

Der Sehventrikel ist von nun ab scheinbar verschwunden, aber nicht obliteriert, sofern dies heißen soll verwachsen, denn in Wahrheit legen sich die ventrikulären Oberflächen des Retinal- und des Pigmentblattes nur lose aneinander. Im Bechergrund, d. h. soweit als das Retinalblatt zur Pars optica der Netzhaut sich ausbildet, bleibt dies lockere Kontiguitätsverhältnis zeitlebens bestehen: die Stäbchen- und Zapfenschicht einerseits und das Pigmentepithel andererseits vereinigen sich zwar funktionell zu erfolgreicher Zusammenwirkung bei der Lichtreception, sie bewahren aber bleibend ihren Charakter als Ektodermoberflächen. Dies erklärt zur Genüge die Hinfälligkeit ihrer gegenseitigen Verbindung, sowie die Schwierigkeit, Augen, embryonale wie erwachsene, zu fixieren ohne Ablösung des Retinalblattes.

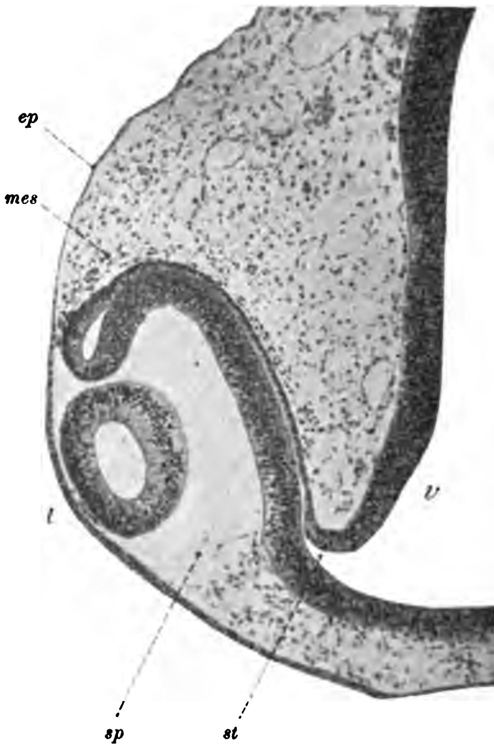


Fig. 225. Frontalschnitt der Augenanlage eines Hühnerembryo vom Ende des 3. Brüttages. Präp. von M. Heidenhain. Vergr. 100:1. *ep* Epidermis. *mes* mesodermales Gewebe. *l* Linsenbläschen. *sp* Spalte. *st* Stiel des Augenbechers. *v* dritter Ventrikel.

Die Pigmentbildung im äußeren Blatt des Augenbechers beginnt bei Hühnerembryonen um die Mitte des 4. Tages in der dorsalen Wand des Augenbechers ungefähr in der Mitte zwischen Pupillarrand und Stiel und schreitet von hier aus, wie es scheint, ziemlich gleichmäßig nach allen Seiten hin fort. Zu Ende des 4. Tages reicht die Pigmentierung distal bis zum Pupillarrand und proximal annähernd, aber noch nicht ganz bis zum Stiel, die ventrale Wandung ist merklich schwächer pigmentiert, und die Ränder der Spalte sind noch pigmentfrei.

Am 5. Tage erreicht die Pigmentierung den Stiel und greift nach Ucke's (1891, p. 20) zutreffender Beobachtung am 6. Tage sogar eine kurze Strecke weit in die äußere Wand des Augenblasenstieles über, wo sie jedoch bei älteren Embryonen wieder verschwunden ist.

Besonderes Interesse bietet das erwähnte Freibleiben der Spaltenränder von Pigment, weil es die gegen Ende des 6. Tages erfolgende partielle Verwachsung der Spalte überdauert. So bleibt auch da, wo sie verwachsen ist, als Spur der früheren Spalte noch für mehrere Brüttage der bekannte pigmentfreie Streifen zurück, welcher der richtigen Auffassung der Spalte des Augenbechers lange Zeit hinderlich war. Da nämlich die älteren Autoren (vor den 60er Jahren) die genetische Differenz von Pigmentepithel und Chorioidea noch nicht klar

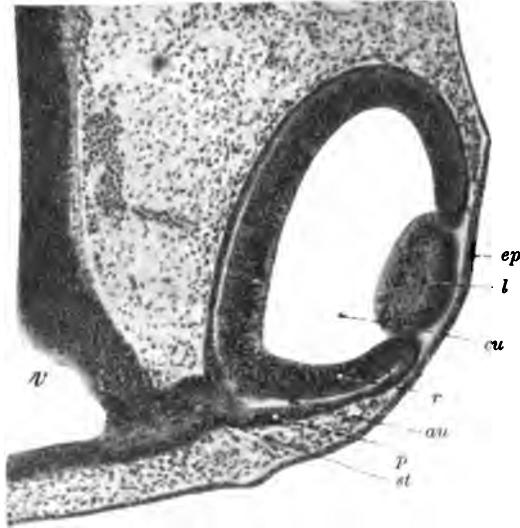


Fig. 226. Frontalschnitt durch das Auge eines Hühnerembryo aus dem Anfang des 4. Brüttages. Präp. von M. Heidenhain. Vergr. 100:1. *ep* Epithel der Cornea. *l* Linse. *cu* Höhle des Augenbechers, Glaskörperraum (derselbe ist durch ein Versehen bei Herstellung der Autotypie abgedeckt worden, wodurch die Glaskörpersubstanz aus dem Bilde entfernt erscheint). *r* Retinalblatt. *au* Rest des Sehventrikels. *p* Pigmentblatt. *st* Stiel des Augenbechers. *v* dritter Ventrikel.

erfaßt hatten, so wurde jener pigmentfreie Streifen des Augenbechers für eine Lücke in der Chorioidea gehalten und die Bezeichnung Chorioidealspalt auch rückwärts auf die Augenbecherspalte übertragen.

Auf das partielle Offenbleiben der letzteren wird besser weiter unten einzugehen sein im Zusammenhang mit der Entwickelung des Fächers (Pecten) und der inneren Augengefäße, zu welcher die Erscheinung in Beziehung steht. Der pigmentfreie Streifen ist zunächst unabhängig davon, er erscheint auf der ganzen Strecke vom distalen Rande des Fächers bis zum Pupillarrand gleichmäßig, obschon ein kurzer Abschnitt der Ciliarzone offen, das übrige verwachsen ist. Am 9. Tage beginnt er zu verschwinden, indem nach Kessler sowohl vom Pupillarrande wie vom Fächer her die Pigmentbildung vorrückt. In der mittleren Gegend, im Bereiche der Processus ciliares, entsprechend eben dem offenbleibenden Abschnitt der Spalte, bleibt eine feine helle Linie zunächst noch erhalten, verschwindet aber im Laufe der nächstfolgenden Tage früher oder später vollständig, obgleich es zu einer richtigen Verwachsung des betreffenden Spaltenabschnittes beim Huhn überhaupt nicht kommt.

Das Retinalblatt des Augenbechers zeigt bis in den Beginn des 7. Tages als mächtige, vielzeilige Epithelwand annähernd gleiche Dicke in seiner ganzen Ausdehnung, oder richtiger die Abnahme

seines Durchmessers nach dem Pupillarrande hin ist eine allmähliche. Im Lauf des 7. Tages wird die Stelle der späteren Ora serrata als plötzliche Verdünnung erkennbar, und schon um den 10. Tag ist die Pars caeca [1]) nur noch durch ein einzeiliges Cylinderepithel dargestellt, während die Pars optica im Gegenteil noch weiter an Mächtigkeit zunimmt.

Am 9. Tag beginnt auch die Pars caeca sich weiter zu gliedern, indem die Grenze zwischen Pars ciliaris und P. iridica erkennbar wird.

Fig. 227, vom 8. Tag, zeigt noch völlig glatten Verlauf der beiden Blätter auf der ganzen Strecke und giebt zugleich eine gute Anschauung von dem lockeren Anliegen derselben aneinander, welches hier offenbar im Präparat zu einer Ablösung und Spaltbildung geführt hatte.

Fig. 228 zeigt die Einfaltung zur Anlage der Processus ciliares und Abgrenzung der Iris, sowie einen Gefäßquerschnitt, der sich hier im umgebenden Bindegewebe, dem künftigen Irisstroma, in der Regel findet als Vorläufer des Circulus arteriosus iridis major.

Fig. 227.

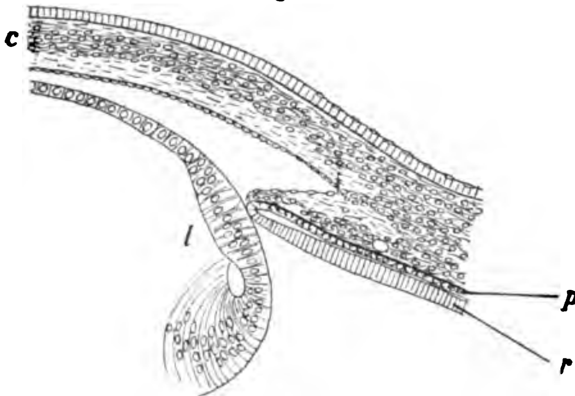


Fig. 228.

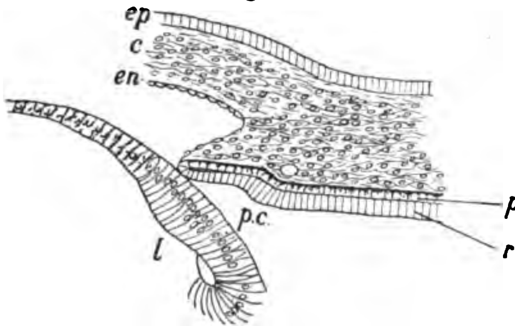


Fig. 227. Meridionalschnitt aus dem Auge eines Hühnerembryo vom 8. Tage. Nach KESSLER. Vergr. 60:1.

Fig. 228. Meridionalschnitt aus dem Auge eines Hühnerembryo vom 9. Tage. Nach KESSLER. Vergr. 60:1.

Die Pars ciliaris bewahrt nun bleibend ihren Charakter als einzeiliges, pigmentfreies Cylinderepithel. Die Entstehung des Processus ciliaris durch Einwärtswucherung des umhüllenden gefäßführenden Bindegewebes, deren erste Andeutungen häufig früher als Fig. 227 es annehmen läßt, schon im Lauf des 7. Tages auftreten, trägt durch Vergrößerung der Oberfläche zu der erwähnten Verdünnung der Pars ciliaris ohne Zweifel mit bei. Dies ergiebt sich besonders deutlich aus dem Nachweise, den O. SCHULTZE (1901) zunächst allerdings für Säuger gegeben, daß die Verdünnung auf den Ciliarfortsätzen und in

1) Eine Bezeichnung für die gesamte Regio cilio-iridica des Retinalblattes war ein Bedürfnis; ich finde den von RABL (1898, p. 532) eingeführten Namen sehr gut und übernehme ihn.

den diesen entsprechenden Meridianen hochgradiger ist, als in den Meridianen der Thäler zwischen den Fortsätzen, ein Nachweis, der auch auf die Entstehung der Ora serrata Licht wirft, da deren Zacken eben in die Verdickungen von Thalmeridianen auslaufen.

In der Pars iridica bleibt der primitive Charakter dagegen nicht erhalten wie in der Pars ciliaris, sondern, etwa vom 10. Brüttage ab, tritt in der Regel, vom Pupillarrande her beginnend, Pigmentbildung in den Epithelzellen auf, die zur Folge hat, daß nun hier das Innenblatt, d. h. die Pars iridica retinae, dem anliegenden Abschnitt des Pigmentblattes allmählich immer ähnlicher wird. Zwar bis gegen das

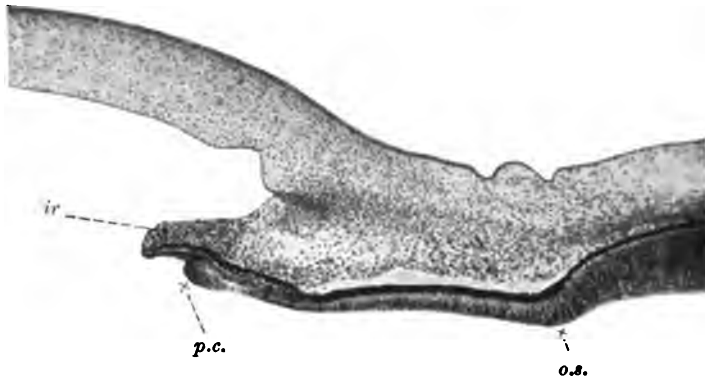


Fig. 229. Meridionalschnitt aus dem Auge eines Hühnerembryo vom Anfang des 11. Tages. Präp. von M. Heidenhain. Vergr. 75:1. *ir* Iris stroma. *o.s.* Ora serrata. *p.c.* Processus ciliaris.

Ende der embryonalen Entwickelung bleiben die beiden Epithelblätter der Iris, die am Pupillarrande ineinander umbiegen, deutlich unterscheidbar, im späteren Wachstum indessen nimmt die Pigmentbildung so überhand, daß Zellen und Zellgrenzen beider Blätter, sowie die Berührungsfläche der Blätter untereinander im Pigment begraben und völlig unkenntlich werden.

Fig. 229, von einem Hühnerembryo von 10 Tagen, giebt eine Anschauung von den geschilderten Gestaltungsvorgängen: die Verdünnung des Retinalblattes an der Stelle der späteren Ora serrata; die Pars ciliaris, die sich mehr und mehr streckt und nach der Linse zu durch einen Processus ciliaris emporgehoben erscheint; die kurze Iris, deren beide Blätter noch sehr deutlich unterschieden sind, obgleich die mikroskopische Untersuchung zeigt, daß im retinalen Blatt bereits Pigment vorhanden ist; und das mächtige Irisstroma, das der äußeren Fläche des Pigmentblattes anliegt.

Abweichende Befunde bei Anamniern[1]).

Cyclostomen. Ueber den Augenbecher der Petromyzonten besitzen wir Angaben von W. Müller (1874), Kupffer (1890) und Ucke (1891). Wie bei der Augenblase (s. oben p. 165), so fällt auch nun bei dem aus ihr entstandenen Becher die Kleinheit der Anlage auf.

1) Die Befunde über den Augenbecher bei Säugetieren sind wegen der nahen Beziehungen zu Blutgefäßen erst im Zusammenhang mit diesen weiter unten zu besprechen.

Fig. 230 stellt einen Schnitt durch den Kopf eines Ammocoetes dar, welcher wie der in Fig. 169 nicht quer zur Hirnachse, sondern schräg, der Horizontalen genähert, verläuft. Ein Augenbecher liegt hier noch nicht fertig vor, wir sehen den Sehventrikel noch geräumig und durch den Augenblasenstiel in weit offenem Zusammenhang mit der Gehirnhöhle. Doch haben sich die beiden Wandungen schon deutlich differenziert, das Retinalblatt, 3- bis 4mal so dick wie das Pigmentblatt, wölbt sich in den Sehventrikel vor und liegt mit seiner konkaven distalen Fläche der Linsenplatte des Ektoderm an.

Spätere Stadien bildet W. MÜLLER ab, und aus seinen Angaben (p. 20 u. f.) ist bemerkenswert, daß sehr frühzeitig (bei Larven von 14 mm) zellenreiches Mesodermgewebe in der Becherhöhle angetroffen wurde, das sich in der Folge weiter vermehrt, so daß bei Larven von 25—45 mm Körperlänge durch die verhältnismäßig weite Becherspalte

Fig. 230.

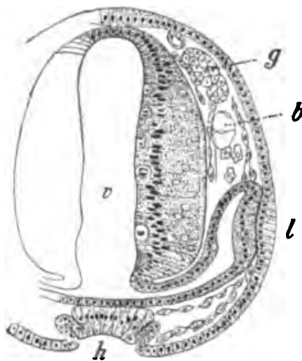


Fig. 231.



Fig. 230. Schnitt durch den Vorderkopf eines Embryo von Petromyzon Planeri aus der 5. Periode. Nach KUPFFER (1890). Vergr. 160:1. *b* Blutgefäß. *g* Ganglienleiste des Trigeminus. *h* Hypophysentasche. *l* Linsenplatte. *v* Ventrikel des Vorderhirns.

Fig. 231. Schnitt durch den Vorderkopf eines Embryo von Bdellostoma Stouti von 17 mm Körperlänge. Nach KUPFFER (1900). Vergr. 68:1. *cu* Augenbecher. *hy* Hypophysentasche. *v* Vorderhirn mit Hemisphärenblasen.

ein „pilzförmig gestielter“ Glaskörperfortsatz in den Raum zwischen Linse und Retina eintritt. Bei Larven von 105 mm waren im Glaskörper keine Zellen mehr nachweisbar, und in der Folge tritt bald die Verwachsung der Becherspalte ein und schnürt den Glaskörper vom umgebenden Bindegewebe ab.

Das äußere Blatt des Augenbechers bildet W. MÜLLER auch noch für eine 105 mm lange Larve von Petromyzon Planeri als vollkommen pigmentfrei ab. UCKE dagegen fand bei 70 mm langen Exemplaren derselben Species die dorsale, rostrale und kaudale Fläche des Augenbechers pigmentiert, dagegen die ventrale pigmentfrei bei bereits geschlossener Becherspalte. In einer etwa doppelt so langen Larve hatte sich das Pigment etwas weiter ausgebreitet, so daß die Iris auch ventral Pigment führte; die übrige ventrale Fläche war aber auch in diesem Stadium unpigmentiert.

KUPFFER (1900, p. 42) hat auch vom Augenbecher eines Myxinoiden eine Abbildung mitgeteilt, welche in Fig. 231 wiedergegeben

ist. Leider enthält der Text, da die betreffende Untersuchung der Formentwickelung des Gehirns gewidmet ist, fast nichts über die Augenanlage. Aber auch das Bild allein ist interessant genug. Es zeigt einen wohlentwickelten Augenbecher mit allen Charakteren wie Dickendifferenz der beiden Blätter, Anlagerung des distalen an das proximale Blatt fast bis zum Verschwinden des Sehventrikels und eine typische Augenbecherspalte. Und dies alles findet sich in der Tiefe des reichlich umgebenden Mesodermgewebes weit entrückt vom Ektoderm, das glatt über die Gegend hinwegzieht, ohne die geringste Andeutung einer Linsenplatte. Innerhalb der Becherhöhle ist ein dichteres Gewebe angedeutet — der Verdacht, daß dies der Rest einer vorhanden gewesenen, aber degenerierten und geschwundenen Linse sein könnte, dürfte aber doch wohl ausgeschlossen sein, und so erbringt also eigentlich diese Abbildung einen recht anschaulichen Beweis für die Unabhängigkeit der Augenbecherbildung vom Auftreten der Linse.

Selachier und Amphibien. Während bei Selachiern die Umgestaltung der Augenblase zum Becher keine auffallenden Besonderheiten darbietet, sind bei Amphibien die betreffenden Befunde, welche Rabl (1898) näher verfolgt hat, recht eigenartig.

Besonders auffallend ist die außerordentlich frühzeitige Differenzierung der beiden Blätter. Vergleicht man oben Fig. 177 (Torpedo) mit Fig. 205 No. 1 (Axolotl), so sieht man, wie verschieden Selachier und Amphibien in dieser Beziehung sich verhalten. Beide Präparate zeigen die erste Anlage der Linsenplatte, die Torpedo bei 40, der Axolotl bei 24 Urwirbeln; während aber in ersterer noch nahezu gleiche Stärke der beiden Wandungen besteht, — nur der Mitte der Linsenplatte gegenüber ist die distale Wand verdickt — liegt im Amphibienembryo bereits eine überraschende Entwickelungshöhe des Augenbechers vor. Das Retinalblatt wölbt sich als eine dicke, kuchenförmige Masse, in der drei übereinanderliegende Kernreihen unterschieden werden können, proximalwärts, das Pigmentblatt dagegen besteht aus einer einfachen Lage platter Zellen. In Maßen ausgedrückt: bei dem Torpedoembryo beträgt der Durchmesser der Wand der Augenblase an beiden Blättern gleichmäßig ungefähr 0,04 mm, nur der Mitte der Linsenplatte gegenüber 0,05 mm; bei Axolotl mißt die Dicke des Retinalblattes 0,1 mm, die des Pigmentblattes 0,005 mm. Was den Sehventrikel betrifft, so möchte ich die Weite desselben in Fig. 205, No. 1 für Artefakt halten, da ich in einer mir vorliegenden Serie eines Axolotlembryo, in der das Auge die Entwickelungshöhe wie Fig. 205 No. 2 darbietet, die beiden Blätter einander anliegend finde wie in Fig. 205 No. 4.

Den Amphibien eigentümlich ist auch das zeitweise Auftreten von Pigment im Retinalblatt, auch in der Pars optica. In Fig. 205 und 206 ist es in Gestalt radiär verlaufender Körnchenreihen zwischen den Zellkernen zu erkennen. Es ist am stärksten in Stadien wie No. 1 und nimmt kontinuierlich ab, so daß es in der Pars optica nur bis zu No. 5, höchstens 6 anzutreffen ist. Im Pigmentblatt ist es anfangs spärlicher als im Retinalblatt, erst wenn es im letzteren nahezu geschwunden ist, wird es reichlicher (No. 5).

Einen wichtigen Abschnitt in der Entwickelung des Augenbechers bei Amphibien bildet das Fig. 232 abgebildete Stadium No. 6, weil hier die gegenseitige Abgrenzung von Pars optica und caeca und gleichzeitig die spezifische Ausbildung der Sehzellen beginnt.

Die Entstehung der Stäbchen und Zapfen wird, wie Rabl für Axolotl nachweist und ich für Rana temporaria bestätigen kann, erkennbar durch zuerst halbkugelige, dann mehr abgestutzt ovale Prominenzen (Fig. 232 *st*) an der ventrikulären Fläche des Retinalblattes, die durch ihre stärkere Lichtbrechung im Präparat die Aufmerksamkeit auf sich ziehen. Gleichzeitig ordnen sich die benachbarten Zellkerne in eine Reihe derart, daß jeder ventrikulären Prominenz ein Zellkern entspricht. Der Bezirk, in welchem die ersten dieser Andeutungen von Stäbchen und Zapfen erscheinen, liegt, worauf Rabl (1898) wegen des physiologischen Interesses, das die Thatsache darbietet, aufmerksam macht, am proximalen Pol der Augenachse. In den Präparaten findet man an der Stelle in der Regel das Pigmentblatt vom Retinalblatt abgehoben, ich halte dies aber nicht für Artefakt, sondern glaube, daß es durch die Vorgänge bei der Bildung der Stäbchen bedingt ist.

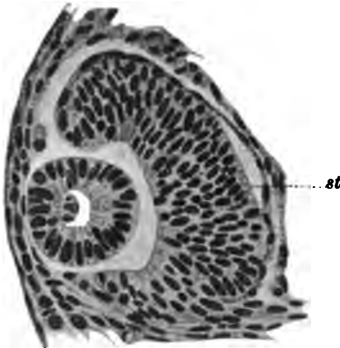


Fig. 232. Schnitt durch das Auge eines Axolotlembryo. Nach Rabl. Vergr. 145:1. *st* Anlage der Stäbchen und Zapfen.

Die Entwickelung der Stäbchen und Zapfen, sowie die gesamte Schichtenausbildung der Retina schreitet vom Centrum nach der Peripherie zu fort. In dem Maß, wie die Prominenzen sich über ein größeres Gebiet ausbreiten, wachsen die in der Mitte gelegenen zu flaschenförmigen Körpern aus, so daß hier bald (Fig. 206 No. 8) ein breiteres Innenglied und ein schlankeres, zartes Außenglied zu unterscheiden und (No. 9) zwischen diesen relativ plumpen Stäbchen eingeschaltet da und dort ein schmaler spitz auslaufender Zapfen zu erkennen ist. Zwischen die Außenglieder treten feine Fortsätze der Pigmentepithelzellen, so daß nun die Verbindung zwischen den beiden Blättern der Augenbecherwandung eine innigere wird.

Schon in Embryonen wie No. 8 ist die typische Schichtung der Pars optica angelegt und wird bis zum Stadium des Ausschlüpfens (No. 10) deutlicher. Den Stäbchen und Zapfen zunächst sieht man eine doppelte Reihe Kerne, die Stäbchen- und Zapfenkörner, welche wie durch einen hellen Strich, d. i. die äußere retikuläre Schicht, abgegrenzt sind gegen die 3—4 Zellkerne mächtige innere Körnerschicht. Dann folgt eine in allen Präparaten sehr auffallende, breite, helle Zone, die innere retikuläre Schicht, der entlang eine Lage größerer und mehr rundlicher Kerne die Ganglienzellenschicht darstellt. Seit dem Stadium von No. 6 waren bereits einzelne, allmählich sich mehrende, feine Nervenfasern zu konstatieren, erst im Hals des Augenbechers und Beginn des Stieles, nun (No. 8) kann neben den Kernen der Ganglienzellenschicht an der distalen Oberfläche des Retinalblattes eine zarte Opticusfaserschicht unterschieden werden.

Die Abgrenzung der Pars caeca, die erste Anlage also der Ora serrata, macht sich vom Stadium der Fig. 232 (Fig. 205 No. 6) ab als winkelige Einknickung bemerkbar. Dieser entsprechend ziehen

sich die Kerne von der Oberfläche zurück und ordnen sich zu einem einfachen, einzeiligen Cylinderepithel (No. 8 u. 10).

Zunächst stellt die Pars caeca wohl nahezu in ihrer Gesamtheit die Pars iridica vor. Später wird ihre Gliederung in Pars ciliaris und iridica angedeutet dadurch, daß die Pigmentbildung von dem am Pupillarrand verdickten Pigmentblatt übergreift und die Pars caeca soweit mit Pigment durchsetzt, wie sie später zur Pars iridica wird. Zu diesen beiden Epithellagen, welche, beide pigmentiert und am Pupillarrande ineinander umbiegend, zunächst für sich allein die Iris darstellen, kommt nun sekundär aus der Umgebung noch eine Lage mesodermalen Gewebes mit einem größeren Blutgefäß hinzu und bildet das Irisstroma. An Fig. 206 No. 8—10 kann man verfolgen, wie das betreffende, recht umfangreiche Blutgefäß seiner Lage nach anfangs mehr zur Linse zu gehören scheint und erst allmählich auf die Außenfläche der Iris herüberrückt, um hier später den Circulus arteriosus iridis zu bilden.

Die Zellteilungen, auf welchen das, wie wir gesehen, so frühzeitig einsetzende kräftige Wachstum des Retinalblattes beruht, vollziehen sich, wie in den nervösen Centralorganen, denen auch hierdurch der Augenbecher zugehörig erscheint, an der ventrikulären Fläche. Es spricht dies für die Auffassung, daß das Retinalblatt auch während seiner beträchtlichen Verdickung einstweilen den Charakter eines zwar vielzeiligen, aber einschichtigen Cylinderepithels bewahrt. Dies ändert sich im Stadium der Fig. 206 No. 8, d. h. mit der histologischen Differenzierung der Pars optica, nach welcher nur die Müller'schen Radiärfasern noch eine Reminiszenz an den Zustand einfachen Cylinderepithels sind.

Wie Rabl (1898, p. 536) nachweist, kommen in den Teilen der Pars optica, wo die Differenzierung des Neuroepithels und der typischen Schichten sich vollzogen hat, überhaupt keine Zellteilungen mehr vor, während sie früher über das ganze Retinalblatt verbreitet waren. Mit dem Vorrücken der Differenzierung wird das Gebiet der Zellteilungen immer mehr nach der Peripherie verdrängt und endlich vorzugsweise auf der Grenze von Pars optica und caeca lokalisiert. In späteren Entwickelungsstadien bildet daher diese Grenzzone, die Gegend der späteren Ora serrata, gewissermaßen eine Matrix für das Wachstum der Retina.

C. Glaskörper, Augengefässe und Schluss der Becherspalte.

Bis vor wenigen Jahren galt beinahe unbestritten die Annahme, daß der Glaskörper embryonales Bindegewebe sei, seine Entstehung, d. h. dieser Annahme entsprechend, die Eindrängung mesodermalen Gewebes in den Raum zwischen Linse und Augenblase, wurde als bestimmend angesehen für die Umgestaltung der letzteren zum Augenbecher.

Diese Darstellung rührt von Schoeler (1848, p. 21 und f.) her. Nachdem Huschke (1835, p. 279) die Augenspalte richtig beschrieben und als Einfaltung der Augenblase gedeutet hatte, bei deren Zustandekommen die Einstülpung des Linsensäckchens von den Integumentis communibus her vielleicht mitwirke, ging Schoeler einen Schritt weiter. In der Spalte, sagt er (p. 22), dringe unter und hinter der Linse, ebenfalls als ein Teil des Hautsystems, das Corpus vitreum zwischen die hintere Wand

der Linsenkapsel und die Augenblase vor, wodurch das innere Blatt der letzteren, die Retina, mehr und mehr von der Linse ab- und zurückgedrängt, und der Bulbus, bei dem raschen Wachstum des Glaskörpers, bald zu seiner eigentümlichen Kugelgestalt aufgetrieben werde.

Allgemeine Anerkennung und Verbreitung erlangte diese Darstellung durch Kölliker (A. L. II, 1861, p. 280), der, nach voller Bestätigung Schoeler's, eingehend schilderte, daß bei Hühnchen des 3. Tages und bei menschlichen Embryonen die Cutislage ohne Hornblatt an die primitive Augenblase heranwuchere und sie einstülpe, so daß der Glaskörper als kugelige Masse durch einen in der Augenspalte gelegenen Stiel mit der das Auge von unten her begrenzenden Cutislage in Zusammenhang stehe.

Nachfolgende Untersucher, wie z. B. Babuchin (1863, p. 84), haben die Schoeler-Kölliker'sche Lehre bestätigt und in der Lehrbuch-Literatur hat sie durch Jahrzehnte und bis in die neueste Zeit hinein den Platz behauptet, obgleich einzelne Beobachter Zweifel an der Richtigkeit äußerten, wie z. B. Schenk (1867, p. 486), der, obgleich er sie ausdrücklich anerkennt, doch bei Forellenembryonen findet, daß der embryonale Glaskörper aus einer gleichförmigen Masse besteht, mit welcher die den Augenspalt passierenden Gebilde des mittleren Keimblattes nicht in Zusammenhang stehen, und weiterhin Kessler (1877, p. 20—43), der sie in ausführlicher Abhandlung bekämpft und eine andere Auffassung an ihre Stelle zu setzen sucht.

Kessler geht aus von Beobachtungen an Hühnerembryonen. Er findet, daß von der Mitte des 3. Brüttages ab (vergl. oben Fig. 192—195) Glaskörperraum und Glaskörper unzweifelhaft vorhanden sind, beide aber ohne Zuthun des umgebenden Mesodermgewebes entstanden sein müssen, da letzteres nur bis in die Eingangsebene der Augenspalte vordringt, nicht aber durch diese hindurch. Den Binnenraum des Augenbechers findet Kessler „fast ganz zellenleer, ausgefüllt nur von einer äußerst zarten Masse“, die „durch stärkere Systeme als ein dichtes Netzwerk feiner und feinster, längerer und kürzerer, ganz unregelmäßig verlaufender, sich vielfach verzweigender und wieder zusammenfließender Fasern aufgelöst wird, in welchem in manchen Schnitten nicht eine einzige, in anderen ein bis höchstens drei Zellen an irgend einer Stelle des Glaskörperraumes eingebettet liegen“, Zellen, die nichts anderes seien als ausgewanderte weiße Blutkörperchen. Und diese Beschaffenheit zeige der Glaskörper nicht etwa bloß vorübergehend, sondern „von seinem ersten spurenhaften Auftreten bis an das Ende der embryonalen Entwickelung, mit der einzigen Veränderung, daß die Zellen (weiße Blutkörperchen), die vom 3.—6. Tag, wenn auch noch so spärlich, doch überhaupt vorhanden waren, vom 6.—8. Tage an gänzlich aus ihm verschwinden“.

Ganz übereinstimmend findet Kessler die Verhältnisse bei Embryonen von Reptilien, Amphibien und Knochenfischen. Auch der Glaskörper der Säugetierembryonen besitze an sich die gleiche Beschaffenheit, das Bild, das er bietet, werde ein anderes nur durch die zahlreichen, der Linse zustrebenden Blutgefäßäste, die jenen anderen Formen fehlen.

Diese Beobachtungen sind vollkommen zutreffend und unanfechtbar, schon ein Blick auf unsere oben wiedergegebenen Photogramme dürfte zu ihrer Bestätigung ausreichen. In den Schnitten Fig. 192 und 193 enthält der Glaskörperraum gar keine Zelle; Fig. 194, ein in die Augenspalte fallender Schnitt, zeigt das mesodermale Gewebe bis in die Spaltenebene, aber nicht weiter vorgedrungen, im Glaskörperraum zwei Zellen,

welche ebenso wie die in dem Schnitt Fig. 195 vorhandenen sechs, bei genauerer Prüfung ganz wohl als verirrte Lymphzellen gedeutet werden können. In allen diesen Präparaten ist der Glaskörperraum genau so, wie es KESSLER beschreibt, von einer „zarten Masse“ ausgefüllt, deren etwa vorhandene faserige Struktur bei der zur Aufnahme verwendeten 100fachen Vergrößerung natürlich nicht zu erkennen ist.

Daß KESSLER's Beobachtungen trotz ihrer objektiven Richtigkeit scheinbar gar keinen Erfolg, wenigstens keinen Einfluß auf die herrschende Lehrmeinung gehabt haben, erklärt sich zum Teil wohl daraus, daß der Autor in allzu bestimmter Form eine hypothetische Deutung seiner Befunde aufstellte, welche von vornherein unannehmbar erscheinen mußte. Er hält nämlich die zarte Masse des embryonalen Glaskörpers einfach für ein bei der Abtötung und Fixierung der Embryonen entstehendes Gerinnsel aus einer Flüssigkeit, die den Glaskörperraum ausfülle, genau so wie die Cerebrospinalflüssigkeit das Lumen des Medullarrohres, Blutplasma den Gefäßraum oder Lymphe die Bindegewebsinterstitien. Der Glaskörper wäre also vollkommen strukturlos und nichts anderes als eine eiweißhaltige Flüssigkeit, — daß diese Behauptung keinen Anklang fand, ist begreiflich, hatte doch schon K. E. v. BAER (A. L. I, 1828, p. 77) auf die Dickflüssigkeit des Glaskörpers bereits bei 4-tägigen Hühnerembryonen hingewiesen.

So wurde denn mit der Theorie auch das Beobachtungsergebnis KESSLER's ad acta gelegt. Immerhin erscheint es nicht ausgeschlossen, daß gleichwohl in der neuesten Wendung, die die Frage genommen hat, doch auch ein Keim aus KESSLER's Arbeit mit wirksam gewesen ist, jedenfalls gebührt ihm das Verdienst, als erster die Doktrin von der rein mesodermalen Entstehung des Glaskörpers durchbrochen zu haben.

Diese neueste Wendung datiert eigentlich seit 1897, wo TORNATOLA auf dem Kongreß zu Moskau seine erste Mitteilung machte, sie wurde aber erst in den folgenden Jahren allgemein bekannt. Denn wie SCHOELER durch KÖLLIKER, so wurde TORNATOLA durch RABL in helles Licht und das Problem in die Mitte des Interesses gerückt. Es folgten sich rasch die Arbeiten von RABL (1900, 1903), FISCHEL (1900), ADDARIO (1902), VAN PÉE (1902), v. LENHOSSÉK (1903), CIRINCIONE (1903), v. SZILY (1904) und last not least — v. KÖLLIKER (1903, 1904); denn, was in der Geschichte unserer Wissenschaft gewiß ein seltenes Vorkommnis sein dürfte, derselbe ausgezeichnete Forscher, der vor 44 Jahren SCHOELER's Doktrin der Hyalogenese aus Bindegewebe zu allgemeiner Geltung brachte, er steht auch heute noch in der Front und hat nun zur Begründung der neuen Lehre von der ektodermalen Herkunft eine eingehende Arbeit geliefert, die sich durch vorsichtige Würdigung der verschiedenen, bei der Glaskörperbildung zusammenwirkenden Vorgänge auszeichnet.

Der Vorgang der Glaskörperbildung scheint ein komplizierter zu sein, und es läßt sich mit Wahrscheinlichkeit erkennen, daß zwei Gewebsqualitäten ihre Rolle dabei spielen.

Man wird einen primitiven Glaskörper unterscheiden müssen, welcher in der That ektodermaler Natur ist, und einen definitiven, dessen Eigenschaften ganz wesentlich durch die Mitwirkung mesodermalen Gewebes begründet werden.

Der primitive Glaskörper ist ein Produkt des Retinalblattes des Augenbechers und tritt an dessen distaler Oberfläche auf, sobald dieselbe beginnt, sich von der ihr bis dahin unmittelbar anliegenden Linse zu entfernen. Zunächst beteiligt sich das ganze Retinalblatt;

sobald aber die Pars optica ihre histologische Differenzierung vollzogen und gegen die Pars caeca sich abgegrenzt hat, dauert der Prozeß nur in der letzteren fort, wird hier aber deutlicher feststellbar und liefert in späteren Perioden nicht nur Zuwachs zum definitiven Glaskörper, sondern vor allem die Fasern der Zonula ciliaris.

Mit dem Beginn der Differenzierung der Pars optica zeitlich zusammentreffend, oder derselben schon vorangehend, war inzwischen ein neues Element in der Höhle des Augenbechers erschienen in Gestalt eines von Bindegewebszellen begleiteten Blutgefäßes, das in der Achse der Becherspalte in den bisher nur von dem primitiven Glaskörper ausgefüllten Raum mehr oder weniger weit eindringt.

Beide Gewebe scheinen sich von nun an auf's innigste miteinander zu verbinden, derart, daß eine neue Gewebseinheit, der definitive Glaskörper, aus ihrer Verbindung entsteht, dessen Charakter jedoch begreiflicherweise nicht durch die äußerst zarte und hinfällige ektodermale Grundlage, sondern durch den kräftigen mesodermalen Einbau bestimmt wird.

Zum Verständnis der betreffenden Vorgänge ist die Entwickelung der Augengefäße von grundlegender Bedeutung, zu deren Untersuchung wir uns wenden.

Blutgefäße des embryonalen Auges.

Den Ausgangspunkt für alle Blutbahnen des Auges bildet jenes primitive Netz von Kapillaren, welches die Augenblase alsbald nach ihrer Anlage umspinnt, soweit sie von Mittelblattgewebe eingehüllt wird. In allen oben wiedergegebenen Photogrammen nach Schnitten der Augenblase und des embryonalen Auges (z. B. Fig. 190—195) sind die Querschnitte dieser frühesten Augengefäße zu erkennen als Lumina in dem umgebenden Bindegewebe.

Dieses Netz ist ganz allgemein die unmittelbare Grundlage des Ciliar- oder Aderhautgefäßsystems (Aa. ciliares posteriores breves et longae, Aa. ciliares anteriores), welches im embryologischen Sinne, weil außerhalb des Augenbechers bleibend, als das System der „äußeren Augengefäße“ (H. VIRCHOW, 1901, p. 775) bezeichnet werden kann. Im Bereich der Pars optica der Netzhaut erhält sich das primitive Netz gewissermaßen unverändert, nur mächtig entfaltet, als Choriocapillaris.

Eine selbständig werdende Abzweigung des umhüllenden Netzes bilden diejenigen Gefäße, welche durch die Becherspalte in den Glaskörperraum eintreten und daher im embryologischen Sinne als die „inneren Augengefäße“ zusammenzufassen sind. Sie bilden entwickelungsgeschichtlich eine einheitliche Gruppe, die als das System der Arteria hyaloidea [1]) im weiteren Sinne des Wortes bezeichnet werden könnte, zerfallen aber in relativ selbständige Bezirke, welche durch die Benennung zu sondern sind.

1) Der Gebrauch dieser Benennung ist ein wechselnder, bald versteht man darunter den ganzen durch die Becherspalte eintretenden Gefäßstamm, bald nur den bei Säugetierembryonen zur Linse verlaufenden Ast. Ich meine mit H. VIRCHOW, daß sie in der letzteren Bedeutung nicht mehr gebraucht werden sollte. Ich möchte aber nicht die HENLE'sche Bezeichnung A. capsularis aufnehmen, weil in dieser noch ein Rest der alten Gebietstrennung in capsulär und pupillär enthalten ist, und weil, abgesehen hiervon, die Arterie nicht der Kapsel, sondern der Linse selbst Nahrungsmittel zuführt und wir das die Linse umspinnende Gefäßnetz nicht mehr Capsula, sondern mit KESSLER und O. SCHULTZE Tunica vasculosa lentis nennen.

H. Virchow unterscheidet oberflächliche und tiefe Gefäße. Ich möchte die gleichen Gruppen lieber als peripher und axial unterscheiden und nenne *axial* solche Gefäße, die in der Achse der Einstülpungsfurche der Augenblase bleiben und entweder in Organen der Bechernaht endigen, oder zur Linse treten; dagegen *peripher* solche, die vom axialen Stamm im Halse des Augenbechers als Aeste abgehend sich verzweigen entweder in mehr oder weniger oberflächlichen Lagen des Glaskörpers oder in der Netzhaut.

Dies ergiebt also vier Systeme oder Bezirke, in die das System der A. hyaloidea zerfällt:

Art. hyaloidea	I. axial bleibend	1. Gefäße der leisten- oder fächerähnlichen Bildungen in der Augenbechernaht.
		2. Arteria lentis.
	II. peripher abzweigend	3. Vasa hyaloidea propria.
		4. Netzhautgefäße.

Das System der Ciliar- oder Aderhautgefäße verhält sich in der Reihe der Wirbeltiere im wentlichen gleichförmig und bietet auch entwickelungsgeschichtlich, da es sich der Gliederung der Augenbecherwand in Pars optica, ciliaris und iridica in entsprechenden Modifikationen anpaßt, kein besonderes Interesse.

Ganz anders steht es mit den Systemen der inneren Augengefäße. Sie zeigen bei den verschiedenen Klassen eine zum Teil bis in die Ordnungen und Familien herabreichende, außergewöhnliche Mannigfaltigkeit, bedingt hauptsächlich durch die Vielgestaltigkeit der Bildungen, die sich in der Gegend des Sehnerveneintrittes und der Augenbechernaht vorfinden. Diese Bildungen sind durch die Untersuchungen und kritischen Erörterungen H. Virchow's (1882, 1885, 1901) unserem Verständnis oder wenigstens unserer Kenntnis wesentlich näher gerückt worden, bergen aber immer noch unendlich viel des Rätselhaften.

Zur leichteren Uebersicht wollen wir die Wirbeltiere im Hinblick auf das Verhalten der inneren Augengefäße und der mit diesen in Zusammenhang stehenden Gebilde in mehrere Gruppen verteilen: 1) solche, bei denen die inneren Augengefäße gar keine nennenswerte Entwickelung gewinnen, es sind: *Cyclostomen*, *Selachier*, *Knorpelganoiden*, *Dipnoer*, *urodele Amphibien*; 2) solche, bei denen nur Vasa hyaloidea propria sich bilden: *Knochenganoiden*, *anure Amphibien*; 3) solche, bei denen die axialen Bildungen an der Augenbechernaht in geringerem oder größerem Maße sich entfalten, daneben aber auch Vasa hyaloidea propria vorkommen können: *Teleosteer*, *Reptilien*, *Vögel*; 4) solche, die die Arteria lentis und Vasa hyaloidea propria embryonal besitzen, aber wieder verlieren, dagegen als bleibende Bildung Netzhautgefäße entwickeln, in deren ausschließlichen Dienst der zuführende Hauptstamm tritt: *Säugetiere*.

Ganz allgemein findet man bei Embryonen derjenigen Stadien, in die die Bildung und Ausgestaltung des Augenbechers fällt, ventral vom Augenblasenstiel, diesem ungefähr parallel, einen Gefäßplexus von der Hirnbasis her nach der Augenblase verlaufend, und innerhalb desselben oder an seiner Stelle nicht selten ein einzelnes Blutgefäß, das durch seinen relativ großen, manchmal annähernd kreisrunden Querschnitt zwischen den kleineren und unregelmäßigeren Gefäßlichtungen der Umgebung die Aufmerksamkeit auf sich zieht. Wo sich, z. B.

bei Vogel- und Säugerembryonen, der Stiel in der Nähe des Bechers an seinem ventralen Umfang rinnenartig einzieht, da erhebt sich auch dieses Gefäß mehr dorsalwärts und kommt in die Ebene der Augenbecherspalte zu liegen.

Dieses Gefäß repräsentiert in erster unscheinbarer Anlage den Stamm der Arteria hyaloidea. Dasselbe war schon den älteren Autoren bekannt, wurde von Kölliker (1861, p. 279) abgebildet und ist besonders eingehend von Kessler (1877, p. 22, 35, 74) besprochen worden als dorsal gelegener, arterieller Schenkel einer in der Augenbecherspalte verlaufenden Gefäßschlinge, welche unter der Linsenanlage umbiegend in einen ventral gelegenen, rückläufigen Schenkel übergehe. Der letztere, venöse Teil verliert sich in das umspinnende Netz der äußeren Augengefäße und ist nicht ohne weiteres nachweisbar, wohl aber der zuführende Schenkel. Dieser könnte zweckmäßigerweise als die primitive Augenbecherarterie (Art. cupulae opticae) bezeichnet werden, sie bildet die Grundlage, aus der das gesamte System der inneren Augengefäße hervorgeht.

Selachier. Bei Torpedoembryonen ist die primitive Augenbecherarterie zwar frühzeitig angelegt, aber zunächst durch eine Art von Geflecht vertreten. Bei Embryonen von 12 bis 14 mm Körperlänge (Balfour-Stadium L) hebt sich ein stärkeres Gefäß bereits hervor, ist aber stellenweise doch noch unregelmäßig geflechtartig. Dies zeigt der Frontalschnitt Fig. 233, wo das Gefäß an der ventralen Fläche des Augenblasenstiels auf der ganzen Strecke vom Rande der Abbildung links unten bis zum Beginn der Becherspalte zu verfolgen ist. Der Sagittalschnitt Fig. 234, von einem ungefähr gleichaltrigen Embryo, hat das distale Ende der in Rede stehenden Gefäßschlinge getroffen; in den distalwärts folgenden Schnitten ist kein Gefäßlumen und bald überhaupt kein Bindegewebe mehr in der Spalte vorhanden. Auch der Frontalschnitt, Fig. 233,

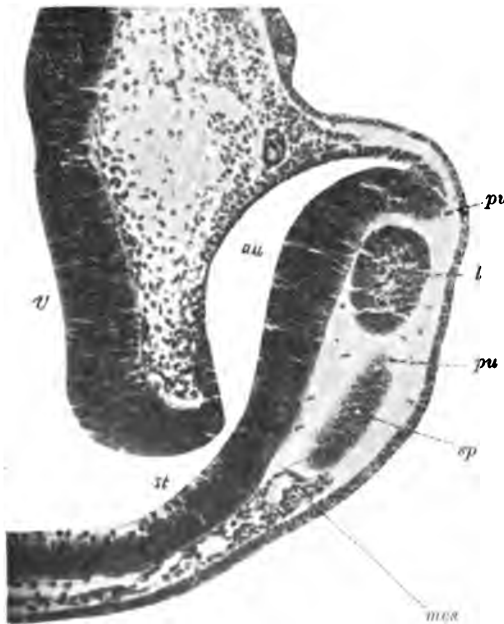


Fig. 233. Frontalschnitt durch das Auge eines Embryo von Torpedo marmorata von 14,5 mm Länge, 71 Urwirbel. Präp. von A. Froriep. Vergr. 100:1. *au* Sehventrikel. *l* Linse. *mes* Mesodermgewebe mit dem Augenbechergefäß im proximalen Teil der Becherspalte. *pu* Pupillarrand des Augenbechers. *sp* rostrale Lippe der Augenbecherspalte, durch den Schnitt gestreift. *st* Ventrikel im Augenblasenstiel. *v* Ventrikel des Zwischenhirns.

zeigt dies gut: die Becherspalte sowohl wie der ganze Umfang der Ciliar- und Pupillarzone des Bechers ist von Mittelblattgewebe noch frei, in den proximalen Teil der Spalte drängt es sich als Träger des Augenbechergefäßes keilförmig ein.



Fig. 234. Sagittalschnitt durch den Augenbecher eines Embryo von Torpedo marmorata von 13,5 mm Länge, 71 Urwirbel. Präp. von A. FRORIEP. Vergr. 100:1. *au* Sehventrikel. *p* Pigmentblatt. *r* Retinalblatt. *sp* Proximaler Teil der Augenspalte, darin ein Bindegewebskeil mit dem Ende der Gefäßschlinge, sowie eine in den Becherhohlraum getretene mesodermale Zelle.

Dieser gefäßführende Bindegewebsfortsatz gewinnt vorübergehend eine recht ansehnliche Entfaltung.

Zunächst, bei Torpedoembryonen von 16 mm Körperlänge (BALFOUR-Stadium M) ist nur das Blutgefäß stärker und reicht, dem Stiel noch unmittelbar anliegend, tiefer in die Spalte, das begleitende Gewebe ist noch sehr spärlich.

Bei Embryonen von 21—23 mm Körperlänge (BALF.-Stad. N) dagegen ragt ein bindegewebiger, gefäßreicher Wulst von der Spalte aus in den Glaskörperraum hinein. Die Basis desselben steckt in einem Abschnitt der Spalte, deren Ränder so nahe beisammen liegen, daß nur eine sehr dünne Platte von Bindegewebe zwischen ihnen hindurchtreten kann. Rechtwinklig zur Spalte geschnitten zeigt das Gebilde einen etwa birn- oder beutelförmigen Umriß, bei welchem Vergleich der Stiel der Birne in der Spalte wurzelt. In Längsschnitten, die der Spalte parallel laufen, bietet die Gestalt des Wulstes eine gewisse Aehnlichkeit mit der Crista galli eines menschlichen Schädels, die rasch ansteigende Höhe proximal, das allmählich flach verstreichende Ende distalwärts gekehrt. An seiner ganzen Oberfläche steht das Gewebe des Wulstes in kontinuierlichem Zusammenhang mit dem Glaskörper.

Proximal reicht das Gebilde nicht bis an den Spaltengrund, wo der Sehnerv in das Retinalblatt des Augenbechers sich fortsetzt, sondern hier treten jetzt die Spaltenlippen, dem Sehnerv sich dicht anlegend, unmittelbar aneinander, so daß sie sich bei einem Embryo von 21 mm Körperlänge auf einer Strecke von ungefähr 0,050 mm bis zu scheinbarer Verschmelzung dicht berühren; erst in dieser Entfernung vom Spaltengrund beginnt das Bindegewebe einzutreten. Bei einem Embryo von 23 mm beträgt der betreffende Abstand ungefähr 0,090 mm. Der Verschluß der Spalte beginnt also am proximalen

Ende und schreitet distalwärts fort, wie auch DE WAELE (1900) angegeben. Die Länge des Spaltenabschnittes, in dem der Wulst sitzt, beträgt bei Embryonen von 21 mm Körperlänge ungefähr 0,270 mm und die des distalwärts folgenden Abschnittes bis zum Pupillarrand ebenfalls ungefähr 0,270 mm. In Fig. 235 ist der Wulst zum Teil in

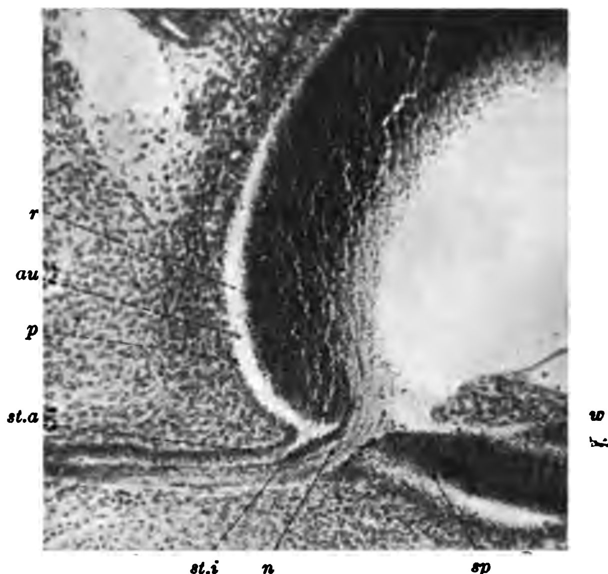


Fig. 235. Querschnitt des Auges einer Torpedo ocellata von 21 mm Länge. Präp. von M. FRORIEP. Vergr. 100:1. *au* Rest des Sehventrikels. *n* Sehnervenfasern. *p* Pigmentblatt. *r* Retinalblatt. *sp* Ventral-rostrale Lippe der Becherspalte. *st.a* äußere, *st.i* innere Wand des Augenblasenstiels. *w* Wulst in der Spaltennaht, schräg geschnitten.

den Schnitt gefallen, und obgleich das Präparat nicht hierfür ausgewählt wurde, giebt es doch eine, wenn auch nur unvollständige, Anschauung von dem Gebilde; insbesondere ist der Gefäßreichtum zu erkennen, da die Kerne der Blutkörperchen kleiner und dunkler gefärbt sind als die Bindegewebskerne des Wulststromas.

Lage, Gestalt, Struktur und Beziehung zu dem axialen Gefäß des Augenbechers — dies alles legt den Gedanken nahe, daß hier das Rudiment eines mit der Leiste (Processus falciformis) der Knochenfische verwandtes Gebilde vorliegt. Das spätere Schicksal desselben habe ich nicht verfolgt, doch darf wohl angenommen werden, daß es schon ontogenetisch schwindet, da nach übereinstimmenden Angaben das Selachierauge kein derartiges Organ besitzt.

Teleosteer. Innerhalb der Gruppe der Knochenfische spielen dagegen hierhergehörige Einrichtungen eine große Rolle. Campanula Halleri und Processus falciformis, seit alter Zeit vielbesprochene Gebilde, für welche H. VIRCHOW (1882), wie ich glaube, sehr glücklich, die sachgemäßen Bezeichnungen Linsenmuskel und Leiste eingeführt hat, stehen höchst wahrscheinlich zu demselben Bildungsmaterial in Beziehung, das bei Torpedoembryonen den oben beschriebenen Wulst liefert. Es ist im engeren Sinne die Leiste, die in Betracht kommt, da der Linsenmuskel nach NUSSBAUM's (1899,

1901) Entdeckung sich aus Epithelzellen der Spaltenränder des ciliaren Teils der Augenbecherspalte entwickelt.

Die Leiste besteht, ebenso wie jener Wulst, aus Bindegewebe, das durch die Netzhautspalte hindurch in den Glaskörperraum hineinragt. Wie der Wulst, so steht auch die Leiste mit dem Glaskörpergewebe so innig in Zusammenhang, daß, nach VIRCHOW's Ausdruck, es eine ausgesprochene Grenze zwischen beiden nicht giebt. Und endlich wird auch die Leiste von einem Blutgefäß versorgt, das von H. VIRCHOW der Glaskörperarterie gleichgesetzt wird, also ebenfalls jener Blutbahn homolog gelten darf, welche wir bei den besprochenen Torpedoembryonen als axiales Augenbechergefäß durch die Spalte in den Wulst vordringen sahen.

Aus der Gestalt der in Frage stehenden Gebilde kann über ihre Verwandtschaft nichts sicheres gefolgert werden, weil einerseits dieselbe in der Reihe der untersuchten Teleosteer beträchtliche Variationen zeigt und andererseits der Wulst zunächst nur von Torpedo bekannt ist, also möglicherweise innerhalb der Selachier ebenso stark variiert. Uebrigens fehlt die Form, die der Wulst bei Torpedoembryonen darbietet, in der von H. VIRCHOW aufgestellten Reihe von vier bei den Teleosteern verwirklichten Modifikationen nicht: proximal hoch und distal niedrig, wie H. VIRCHOW die Leiste im Auge des Thunfisches gefunden, so stellt sich auch der Wulst des embryonalen Auges vom Zitterrochen dar, also im Vergleich mit dem typischen Processus falciformis der Salmoniden, dessen bedeutendere Höhe distal gelegen ist, als eine in entgegengesetzter Richtung gestellte Falx.

Reptilien. Während bei Amphibien von axialen Gebilden im Augenbecher nichts bekannt ist, weder im fertigen Zustande noch bei Embryonen, sind die Reptilien mit einzelnen Ausnahmen im allgemeinen damit versehen, jedoch in sehr verschiedenem Grade der Ausbildung. Die typische Gestalt des wohlentwickelten Organs im fertigen Zustande ist hier ein konischer Zapfen, der wie eine Verlängerung der Papilla nervi optici, an der Basis den gleichen Durchmesser wie dieser habend, in den Glaskörperraum vorragt. Diese Form findet sich jedoch, wie es scheint, nur bei Sauriern, am besten ausgebildet bei Lacerta, während die drei übrigen Ordnungen nur Rudimente davon aufweisen, die wiederum mancherlei Verschiedenheiten zu bieten scheinen.

Alle diese Modifikationen wurden in der Literatur bisher mit den auf ihre Gestalt durchaus nicht passenden Namen Pecten, Fächer, Kamm belegt, lediglich wegen ihrer verwandtschaftlichen Beziehung zu dem gleichnamigen Organ im Vogelauge; es ist ein Verdienst H. VIRCHOW's, die sehr passenden Bezeichnungen Zapfen für das voll entwickelte Organ, wie es sich z. B. bei Lacertiliern findet, Polster für das Rudiment des Gebildes bei anderen Formen vorgeschlagen zu haben.

Gegenüber der oben besprochenen Leiste der Teleosteer zeigen alle die hier in Betracht kommenden Bildungen den großen Unterschied, daß die Becherspalte sich nicht wie dort als Basis des Gebildes erhält, sondern im Gegenteil frühzeitig verwächst, so daß das fertige Organ, wie erwähnt, ausschließlich auf der Sehnervenpapille wurzelt.

Der Schluß der Bechernaht beginnt an der Papille und rückt distalwärts fort. So kommt es, daß das axiale Blutgefäß, das bei

jüngeren Embryonen in der Becherspalte lag (siehe oben Fig. 216) nach innen verlegt wird und nun jeweils auf der Strecke, soweit der Spaltenschluß vorgerückt ist, frei durch den Glaskörperraum verlaufen muß bis zu der Stelle, wo es, in einem allmählich größer werdenden Abstand von der Papille, durch das blinde Ende des noch erhaltenen Teils der Spalte nach außen durchtreten kann. Bei einem Lacerta-Embryo von ungefähr 5 mm Körperlänge und nahezu 1,5 mm Augendurchmesser, der mir in einer sagittalen, zum Verlauf des Augenbechergefäßes rechtwinkligen Serie vorliegt, verläuft dieses letztere frei durch den Glaskörper auf einer Strecke von ungefähr 0,6 mm in ganz flachem Bogen ungefähr auf das untere Drittel der Linse hin gerichtet: in der Nähe der letzteren angekommen, biegt es dann in stumpfem Winkel abwärts, tritt an das Retinalblatt, das hier noch mächtig ist und von der Spalte keine Spur erkennen läßt, und verläuft an diesem 0,080 mm weiter, bis es sich hier, wo die Dickenabnahme des Retinalblattes die Grenze von Pars optica und Pars ciliaris anzeigt, in den Spaltenschlitz einsenkt, den es auf einer Strecke von ungefähr 0,060 mm zum Durchtritt in Anspruch nimmt. Nach dem Durchtritt verliert es sich in dem Netz der äußeren Augengefäße.

Distalwärts von der Durchtrittsstelle ab liegen die Spaltenlippen zunächst noch eine, dem Rest der Pars ciliaris entsprechende Strecke von ungefähr 0,040 mm locker aneinander, weiterhin aber, auf einer Strecke von 0,100 mm, wo die Pigmentierung auch des Innenblattes die Pars iridica anzeigt, so dicht, daß es in einzelnen Schnitten den Anschein hat, als ob die Verwachsung begonnen. Kessler (1877. Fig. 80) bildet den Frontalschnitt eines annähernd gleichaltrigen Eidechsenauges ab, in welchem sich alles ungefähr ebenso verhalten zu haben scheint, nur wird angegeben, daß der distalwärts vom Gefäßdurchtritt gelegene Abschnitt der Spalte schon spurlos verwachsen gewesen sei. Da die Schnittrichtung dort parallel zur Spalte verlief, so wäre es denkbar, daß ein vorhandener Spaltenrest sich der sorgfältigsten Beobachtung entzogen hätte, und ich möchte dies fast glauben. weil ich auch noch in älteren Embryonen einen Rest der Spalte im Ciliarteil gesehen habe und vermuten möchte, daß dieser erst zugleich mit der Obliteration des Gefäßdurchtrittes verschwindet. In welche Entwickelungszeit dieser letztere Vorgang fällt, kann ich nicht angeben. Bei nahezu ausgetragenen Embryonen von Lacerta vivipara finde ich keine Spur mehr von jener Verbindung mit der Augenwand, sondern einen ziemlich nahe an der Linse, aber frei im Glaskörperraum endigenden Zapfen. H. Virchow (1901, p. 830) giebt für eine ausgewachsene Eidechse an, daß der Abstand von Zapfen und Linse sich zur Länge des ersteren verhalten habe wie 1 : 5.

Der embryonale Zapfen besteht aus einem Strang, in dessen Achse das primitive Augenbechergefäß von der Eintrittsstelle des Sehnerven nach der geschilderten Durchtrittspforte auf der Grenze von Pars optica und ciliaris verläuft. Der Gefäßquerschnitt nimmt in proximal-distaler Richtung zu, so daß er auf der Ciliargrenze das Vielfache des Querschnittes an der Sehnervenpapille beträgt.

Die Gefäßlichtung enthält in allen Schnitten Blutkörperchen und die zarte Gefäßwand ist überall deutlich. Dieser unmittelbar anliegend umgeben relativ große Bindegewebszellen das Gefäß und entsenden feine Ausläufer in den umgebenden Glaskörper hinein, in welchem in größeren Abständen ähnliche, ebenfalls mit feinen Ausläufern ver-

sehene Bindegewebszellen verteilt sind. Zapfen und Glaskörper erscheinen durchaus als einheitliches Organ.

Vögel. Die höchste Ausbildung und damit zugleich eine gewisse Gleichförmigkeit innerhalb der Klasse zeigt das Organ der Augenbecherspalte bei den Vögeln, wo es als Pecten, Kamm, Fächer, und von älteren Autoren, wie z. B. HOME (1822), auch als Marsupium bezeichnet wird. H. VIRCHOW betont mit Recht, daß von diesen Namen „Fächer" der allein zutreffende ist.

Das Gebilde besteht im fertigen Zustand aus einer vierseitigen, gefäßreichen und stark pigmentierten Bindegewebsplatte, deren unterer, in der Bulbuswand wurzelnde Rand länger ist als der obere, freie. Dadurch nun, daß die ganze Platte in mäandrisch regelmäßige Falten gelegt ist, welche, im allgemeinen senkrecht verlaufend, vom freien Rande nach der Basis zu divergieren, läßt sich das Ganze einem umgekehrt, d. h. mit dem freien Rande aufgesetzten Fächer vergleichen, wie man einen solchen etwa aus einem „hin- und hergebogenen Papierblatt" (H. VIRCHOW) herstellen kann. Die Vergleiche mit Wellblech (NUSSBAUM) oder einer Halskrause (LEUCKART) erläutern die Gestaltung ebenfalls, der letztere besonders, wenn man an jene Krausen denkt, deren Falten am freien Rande festgenäht waren, denn auch den Fächer kann man infolge einer Verwachsung der Falten am freien Rande nicht entfalten, ohne den freien Rand vorher abzutrennen.

Dieses Gebilde nun sitzt in einem, vom Sehnerveneintritt aus lateral- und rostralwärts verlaufenden Schlitz in der Bulbuswand und erhebt sich frei in den Glaskörper hinein. Der Schlitz ist nichts anderes als das Durchtrittsgebiet des Sehnerven, welcher bei Vögeln nicht in einer ungefähr kreisförmigen Papille eintritt, sondern, die Wand schräg durchsetzend, einen mehr oder weniger ausgedehnten Abschnitt der Augenbecherspalte in Anspruch nimmt und dadurch dauernd erhält.

Auf den ersten Blick scheint hierin eine Differenzierung vorzuliegen gegenüber den Reptilien mit ihrer kreisförmigen Papille und dem dieser entsprechenden Zapfen. Nach H. VIRCHOW (1901, p. 831) tritt aber der Zapfen der Lacertilier in zwei Modifikationen auf, entweder mit kleiner auf die Papille beschränkter, oder aber verhältnismäßig weit distalwärts fortgesetzter Basis, in welch letzteren Fällen ein blattartiges Gebilde entstehe. Da liegt der Gedanke nahe, ob nicht in diesen Fällen die Papille der Zapfenbasis entsprechend ebenfalls distalwärts fortgesetzt war, und somit innerhalb der Reptilien schon Uebergänge zum Typus des Sehnerveneintrittes bei den Vögeln vorkommen.

Die Ontogenese jedenfalls spricht für die Homologie des Fächers nicht bloß mit dem Zapfen der Reptilien, sondern auch mit der Leiste der Knochenfische und dem Wulst der Selachier. Denn auf frühen Entwickelungsstufen bietet auch der Fächer den beschriebenen Befunden jener Formen sehr ähnliche Bilder.

Das axiale Augenbechergefäß liegt bei Hühnerembryonen des 4. und Anfang des 5. Tages noch unterhalb der Höhe, in der die Spaltenlippen aneinander treten. Von der Mitte oder dem *Ende des 5. Tages* ab findet man es oberhalb dieser Linie: es ist jetzt, umgeben von Mittelblattgewebe, ins Innere des Bechers aufgenommen und stellt hier in der Furche, welche die Spaltenlippen miteinander bilden, einen flachen Wulst dar.

Im Laufe des 6. Tages erhebt sich dieser Wulst nun mehr und mehr, so daß er in entsprechenden Schnitten einen ähnlichen Umriß zeigt wie der Wulst des oben beschriebenen Torpedoembryo, jedoch schlanker, nicht wulstig anschwellend, sondern wie der Durchschnitt einer plan-parallelen Platte, nur am freien Rande ein wenig verdickt. Wie der Wulst der Torpedoembryonen, so hängt auch diese Platte mittelst eines verdünnten Teiles an ihrer Basis durch die Becherspalte hindurch mit dem umgebenden Bindegewebe zusammen. Das Augenbechergefäß erhält sich an der Basis der Platte, doch treten daneben auch andere kleine Gefäßlichtungen auf, am häufigsten eine in der Verdickung am freien Rande.

Eine weitere Uebereinstimmung mit dem Befunde bei Torpedo ist auch der Umstand, daß diese früheste Anlage des Fächers proximalwärts nicht bis an den Sehnerven reicht. Die Nervenfasern sind noch auf den Grund der Spalte beschränkt, wo sie sich in trichterförmiger Anordnung aus dem Retinalblatt sammeln. Die Spaltenlippen umfassen nun dieses Nervenbündel in unmittelbarer Anlagerung und treten für eine kurze Strecke dicht aneinander; dann erst folgt die Gegend, wo sie durch das sich zwischendrängende Gewebe der Fächeranlage wieder getrennt werden.

Distalwärts nimmt diese letztere allmählich an Höhe ab, so daß schließlich, noch im Bereich der Pars optica, das Augenbechergefäß wieder flach in der Spaltenfurche verläuft; am Rande der Pars ciliaris tritt es, wie bei Lacerta-Embryonen, nach außen durch. Von dieser Stelle ab bis zum Pupillarrand liegen die Spaltenlippen aneinander, sind aber nur im Irisgebiet auf einzelnen Schnitten bereits deutlich verwachsen.

Die weiteren Entwickelungsvorgänge vom 7. Bebrütungstage ab werden vorzugsweise durch zwei Momente beherrscht.

Vor allem durch die enorme Zunahme der Zahl der Sehnervenfasern; dieselben lagern sich nicht allein in den Grund der Becherspalte, wo die früher gebildeten Platz fanden, sondern rücken mehr und mehr an den Spaltenrändern entlang distalwärts vor. Dabei drängen sie die Fächeranlagen von den Spaltenrändern ab und kommen teilweise in die Fächerbasis selbst hinein zu liegen. So kommt allmählich das eigentümliche Verhalten zu stande, daß der Fächer aus dem Sehnerven hervorgewachsen scheint, während in Wirklichkeit der Sehnerv durch sein excessives Dickenwachstum den ganzen vom Fächer offen gehaltenen Abschnitt der Becherspalte mit in Beschlag genommen hat.

Das andere beherrschende Moment ist die Vermehrung und Komplizierung des Blutgefäßnetzes im Fächer. Das Augenbechergefäß bewahrt als Arteria pectinis seine Lage in der Basis des Fächers und ruht hier nun in der Rinne, welche die von beiden Seiten herabtretenden und dann proximalwärts sich wendenden Opticusfasern zwischen sich lassen. Ueber der Arterie erhebt sich die Platte des Fächers, die an Masse rasch gewinnt, so daß sie schon zu Ende des 10. Tages mit ihrer Basis über die Ränder der Sehnervenrinne hinweggreift. In geringer Höhe wird die Platte plötzlich dünner, so daß eine besonders an der rostralen Fläche ausgesprochene Stufe entsteht; auf diesem dickeren Sockel erhebt sich der Hauptteil als gleichmäßig dünne Wand, auf deren freiem Rande noch ein zarter Saum aufsitzt.

Mit Ausnahme dieses letzteren ist das Gewebe des ganzen Gebildes zellenreich und von dichtgedrängten Gefäßquerschnitten angefüllt. An der Oberfläche ist keinerlei Abschluß wahrzunehmen, vielmehr senden die hier liegenden Bindegewebszellen zarte Ausläufer in den Glaskörper, der durch dieses Verhalten zu einer geweblichen Einheit mit dem Fächer wird.

Die aus dem primitiven axialen Augenbechergefäß hervorgegangene Arteria pectinis stellt die einzige Blutzufuhr für die Gefäßnetze des Fächers dar. Die venösen Abflüsse suchen sich ihren Weg, wie es scheint, auf der ganzen Länge der Fächerbasis zwischen den Bündeln von Sehnervenfasern hindurch nach außen und münden in Chorioidealvenen ein. Der ursprüngliche, dem Austritt des Zapfengefäßes bei Eidechsenembryonen entsprechende Abfluß im Ciliarteil soll nach Lieberkühn (1872, p. 325) bei 12-tägigen Hühnerembryonen noch im vollen Zusammenhang vom distalen Ende des Fächers her erhalten sein; bei älteren Embryonen ist er sicher nicht mehr vorhanden. Dagegen findet sich, wie schon Lieberkühn richtig angegeben und neuerdings Nussbaum (1901, p. 349) von neuem eingehend festgestellt hat, der diesem Gefäßdurchtritt entsprechende Abschnitt, d. h. der Ciliarteil der Spalte, nicht nur in späten Bebrütungszeiten, sondern bleibend erhalten auch im ausgewachsenen Huhn und Fasan.

Die spätere Entwickelung und definitive Ausbildung des Fächers ist wohl am eingehendsten von Kessler (1877, p. 67—75) verfolgt worden. Nussbaum giebt an, daß die Zahl der Falten beim 11 Tage alten Hühnerembryo 7, beim 13 Tage alten dagegen 17 betragen habe. Damit stimmt die Schilderung Kesslers wenigstens ungefähr überein. Er fand die Faltenbildung um den 12. Tag schon in vollem Gange, von den 15 angedeuteten Falten die mittelste am stärksten, den noch ungefalteten Teil dünner und durchsichtiger, Pigment noch nicht vorhanden. Am 17. oder 18. Brüttag war das Aussehen des Fächers schon fast dasselbe wie beim ausgeschlüpften Hühnchen. Die Pigmentierung, vom freien Rand nach der Basis hin vorgeschritten, war nur in der Nähe der letzteren noch nicht vollständig. Diese Falten (17 an der Zahl — im erwachsenen Huhn nach Huschke 18) divergieren nach der Basis hin derart, daß sie annähernd die Richtung von Radien des Bulbus haben. Die höchste Höhe des ganzen Fächers befindet sich ganz nahe an seinem distalen Ende, entsprechend der zweitletzten Falte; von hier ab werden die Falten proximalwärts immer niedriger, am raschesten die 4—5 proximalsten. Der distale Rand fällt von der höchsten Höhe fast senkrecht ab, der niedrige proximale dagegen in der Weise schräg, daß das proximale Ende sich flach verläuft und die Basis des ganzen Fächers länger ist als der freie Rand. Vergleichen wir diese distalwärts ansteigende Gestalt des Fächers zu Ende der Bebrütungszeit mit derjenigen der ersten Anlage am 6. Tage, so erscheint sie geradezu umgekehrt, denn dort fand sich ein proximal hohes, distalwärts aber verstreichendes Gebilde, das auch durch diese Form, wie in einigen anderen Beziehungen, an den Wulst im Auge von Torpedoembryonen gemahnte.

IV. Die definitive Ausgestaltung der Anlagen des Auges.

Sehnerv (N. opticus).

Daß der Stiel der Augenblase der Vorläufer des Sehnerven sei, konnte schon dem ersten Beobachter der Augenentwickelung, K. E. v. Baer (A. L. I, 1828, p. 30), nicht zweifelhaft sein, eine genauere Einsicht in die Art der Ausgestaltung finden wir aber bei ihm noch nicht, nur die Angabe (p. 105), daß der mit dem Hirnventrikel kommunizierende Kanal beim Hühnchen am 6. Bebrütungstage verschwinde und der Sehnerv dann solide sei. Auch Huschke (1835, 1844) und Remak (A. L. I, 1855, p. 34, 92) haben teils unklare, teils irrige Vorstellungen darüber; Remak läßt, unter einer wie mir scheint mißverständlichen Hinweisung auf Huschke, eine von der Becherspalte auf den Stiel sich fortsetzende Halbrinne zum Kanal sich schließen, so daß „ein doppelwandiges Rohr“ entstünde, „dessen innere Wand die Nervenfasern bildet, während die äußere sich in die Scheide umwandelt“.

Für alle älteren Autoren scheint ohne Diskussion die Annahme selbstverständlich, daß die Nervenfasern des Opticus an Ort und Stelle aus den Zellen des Augenblasenstiels entstünden, His (A. L. III_9, 1868, p. 131) war der erste, der mit dieser Vorstellung brach. Er hatte sich überzeugt, das die Nervenfasern im allgemeinen als kernlose Ausläufer von Ganglienzellen entstehen, nicht aber durch unmittelbare Metamorphose in ihrer Bahn liegender kernhaltiger Zellkörper. Um also die Uebereinstimmung der Sehnervenbildung mit der Bildung anderer Nerven aufrecht zu erhalten, mußte er „den Augenblasenstiel nur als Leitgebilde betrachten, das den Sehnervenfasern den Weg weist“. W. Müller (1874, p. 37) und Kölliker (A. L. I, 1879, p. 690) schlossen sich dieser von His ausgesprochenen Vermutung an.

Es fragte sich nun aber, in welcher Richtung das Wachstum der Fasern vor sich gehe. His hatte angenommen, daß sie vom Gehirn aus entstehen und von da in die Retinaanlage hereinwachsen, und Kölliker glaubte ihm auch in dieser Beziehung folgen zu sollen, da er fand, daß die Fasern des Tractus opticus früher da seien, als die im Nervus opticus. W. Müller dagegen gelangte zur entgegengesetzten Meinung, die sich ihm als Konsequenz aus dem bei Petromyzon gemachten Befund einer Kreuzung der Opticusfasern an der Durchtrittsstelle durch die Retina ergab, da ihm diese Kreuzung nur verständlich erschien bei der Annahme, daß die Fasern aus der Retinaanlage in den Augenblasenstiel hineingewachsen seien.

Wie die nachfolgenden Untersuchungen gezeigt haben, war diese Vermutung W. Müller's richtig. Zunächst machte Keibel (1889, p. 116) für Reptilienembryonen die kurze Angabe, daß „die ersten Sehnervenfasern von der Peripherie centralwärts wachsen“, und His (1890, p. 108) — fußend zum Teil auf den Resultaten Cajal's (1889, p. 119; 1891, p. 361), welche darthaten, daß der bei weitem größte Teil der Opticusfasern in den Lobi optici der Vögel frei ausläuft und demnach in der Retina entspringen muß, während nur eine kleine Minderzahl von Fasern in umgekehrtem Sinne verläuft — hatte bei menschlichen Embryonen die retortenförmig gestalteten Neuroblasten der Retina mit ihren umgebogenen Spitzen in die Fasern sich fortsetzen sehen und war so zu dem gleichen Schluß gekommen wie Keibel, daß nämlich „die zuerst gebildeten Opticusfasern den Zellen der Retina entstammen und centralwärts wachsen“. Daß dieser Schluß ein richtiger war, ergab sich in

zwingender Weise endlich auch aus den Beobachtungen FRORIEP's (1891, p. 156), welcher an Selachierembryonen ein Stadium nachwies, in dem Opticusfasern nur in der Retinaanlage, sowie, stetig abnehmend an Zahl, in dem an die Retina sich anschließenden Sechstel des Augenblasenstiels vorhanden sind, während der letztere im übrigen noch rein cellulär ist. Für Amphibien- und für Vogelembryonen wurden ähnliche Nachweise gegeben von ASSHETON (1893, p. 93, 101), für Säugetierembryonen (besonders Nager) von ROBINSON (1896, p. 330).

Wir dürfen hiernach die Entwickelungsweise des Sehnerven der Wirbeltiere wohl im allgemeinen als festgestellt betrachten.

Der Stiel der Augenblase, welcher bei deren Umwandlung in den Augenbecher zu einem engen und relativ langen, epithelialen Rohr geworden war, ist an der Bildung der nervösen Bestandteile des Sehnerven unbeteiligt, dient denselben aber bei ihrem fortschreitenden Wachstum als Leitstrang. Die Opticusfasern, wahrscheinlich in ihrer großen Masse, jedenfalls aber die zuerst entstehenden derselben, sind Ausläufer derjenigen Zellen des Retinalblattes des Augenbechers, welche innerhalb dieses mächtigen Zellenlagers die innerste, d. h. der Becherhöhle (dem Glaskörperraum) zunächst gelegene Zellenschicht

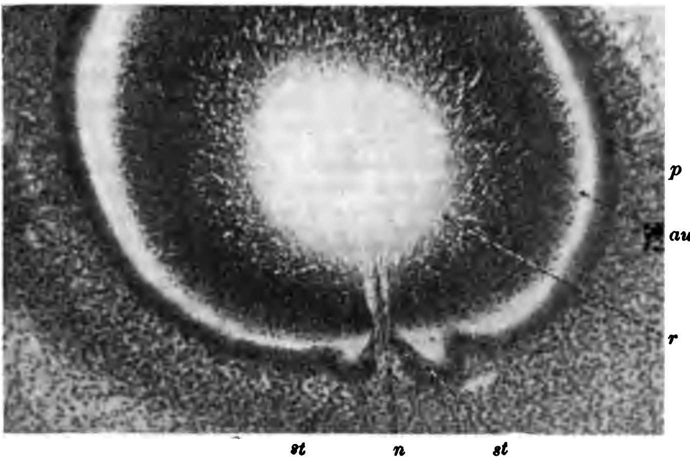


Fig. 236. Sagittalschnitt durch den Vorderkopf eines Embryo von Anas domestica, 122 Stunden bebrütet. Präp. von H. GRÖNROOS. *au* Sehgrube = Höhle der Augenblase, Sehventrikel. *n* Sehnervenfasern. *p* Pigmentblatt des Augenbechers. *r* Retinalblatt des Augenbechers. *st* Stiel der Augenblase.

darstellen. Die Ausläuferbildung beginnt in der Nähe des Becherhalses, wo sich das Retinalblatt im Grund der Becherspalte glatt in die ventrale Wand des Stieles fortsetzt, d. h. also in der Umgebung der späteren Papilla nervi optici, und schreitet von hier aus nach der Peripherie zu fort. Die entstehenden Ausläufer nehmen ihre Wachstumsrichtung alle nach dieser Stelle hin, so daß hier der Mittelpunkt einer radiären Strahlung liegt, die sich nach und nach über die ganze Innenfläche des Retinalblattes ausbreitet (Fig. 236). In diesem Mittelpunkte zusammentreffend verlaufen die Fasern, zu kleinen Bündeln vereinigt, an der sich an die Retinalfläche unmittelbar anschließenden ventralen Oberfläche des Stieles weiter, bei einzelnen Formen ober-

flächlich bleibend, bei den meisten anderen sich mehr oder weniger zwischen die Zellen des Stieles eindrängend. Ihr gehirnwärts fortschreitendes Wachstum kann, so lange noch keine der Fasern die Hirnwand erreicht hat, durch Vergleich einander nahestehender Entwickelungsstadien festgestellt werden; später natürlich nicht mehr.

Die wachsenden Fasern sind sehr feine, kernlose Protoplasmafädchen. Die ersten derselben können, wenn sie während der kurzen Dauer ihres Wachstums innerhalb des Stieles fixiert wurden, genau untersucht werden; sie lassen jedoch an ihrer Wachstumsspitze mit unseren gegenwärtigen Hilfsmitteln keinerlei Besonderheit erkennen, sie hören einfach plötzlich auf.

Das Verhalten der Nervenfasern und der Zellen des Augenblasenstiels zueinander zeigt bei den verschiedenen darauf untersuchten Formen Verschiedenheiten, doch darf als allgemeingiltig gesagt werden, daß das Neurogliagerüst des N. opticus das Produkt jener Zellen ist.

Cyclostomen. Der Sehnerv der Petromyzonten war es, an welchem W. Müller (1874) zuerst die richtige Vorstellung von der centripetal, d. h. von der Retina zum Gehirn fortschreitenden Entwickelung der Opticusfasern gewann, und auch abgesehen hiervon bietet derselbe ein besonderes Interesse dadurch, daß sich in seiner Axe der Augenblasenstiel als cylindrischer Zellenstrang erhält, den die Nervenfasern als völlig zellenfreie Rindenschicht allseitig gleichmäßig umgeben. Bei W. Müller (1874, Taf. XII, Fig. 1) und Studnička (1898, Taf. I, Fig. 2, 3) finden sich Schnitte durch den Sehnerven von älteren Ammocoeten abgebildet, die diese primitive Gestaltung veranschaulichen.

Vom Lumen des Sehventrikels im früheren Augenblasenstiel ist zwar keine Spur erhalten, schon frühzeitig wird dasselbe, wie W. Müller (p. 36) angiebt, infolge einer Vermehrung der Epithelzellen obliteriert. Dagegen erhält sich nach beiden Richtungen hin der Zusammenhang des Zellenstranges, distal befindet er sich in unmittelbarem Anschluß an die Stützzellen der Retina (Studnička, Taf. I, Fig. 1), proximal im Gehirn, geht er (W. Müller, Taf. XI, Fig. 7) direkt in das Ependym des Recessus opticus über.

Mit embryonalen Ependymzellen bewahren die Zellen des axialen Stranges zeitlebens eine gewisse Aehnlichkeit, nur daß sie eben durch die Obliteration des ventrikulären Lumens ihre freie Fläche und damit zugleich ihre Cylinderform verloren haben. Sie sind aber immer noch unregelmäßig radiär angeordnet und laufen an ihren basalen Enden in dünne Fortsätze aus, welche, die umgebende Nervenfaserschicht radiär durchsetzend und in Stränge teilend, an der Oberfläche des Sehnerven durch eine feine Grenzschicht untereinander verbunden sind. Studnička (1898, p. 4) nennt sie „spinnenförmige Gliazellen des Sehnerven“, und in der That haben sie Form und Bedeutung von Gliazellen. Mit ihren Ausläufern stellen sie ein Neurogliagerüst dar, und bilden so das einzige Stützgewebe, das der Sehnerv der Petromyzonten besitzt. Denn das Bindegewebe bildet nach den Befunden von Studnička nur eine dünne Scheide um den Opticus, dringt jedoch auch beim ausgebildeten Petromyzon in den Nerven nicht ein.

Hierin, d. h. in der Anordnung, daß das gesamte Stützgewebe des Sehnerven ausschließlich von den Zellen des Augenblasenstiels geliefert wird ohne die geringste Beteiligung mesodermaler Elemente, zeigen die Petromyzonten, oder — da Myxine nach Studnička's Be-

schreibung darin mit ihnen übereinstimmt — die Cyclostomen den primitiven Zustand im Bau des Sehnerven. Ihnen kommen am nächsten Dipnoer und Amphibien, während in den Gruppen der Selachier und Teleosteer sowohl, wie auch der Reptilien mannigfache, nämlich neben verhältnismäßig primitiven auch solche Formen vorkommen, wo durch bindegewebige Septen und Balken der Nerv zerklüftet ist. Vögel und Säugetiere zeigen, entsprechend der bedeutenden Massenentwickelung ihres Sehnerven das Bindegewebsgerüst am vollkommensten ausgebildet.

Nicht ganz leicht ist in allgemeingiltiger Weise zu entscheiden, wie die Opticusfasern bei ihrem Wachstum entlang dem Augenblasenstiel sich zu dessen Zellen verhalten.

Zunächst die Frage, ob sie durch die Zellenleiber ihren Weg nehmen — in diesem Falle könnte der Gedanke auftauchen, ob die Zellen nicht doch die Bildner der Faser seien — oder zwischen den Zellen. Alle Beobachtungen sprechen für das letztere. Die Zellen werden auseinandergedrängt und zu vielästigen Neurogliaelementen umgewandelt.

Sodann die Frage, ob das Rohr des Augenblasenstiels in seinem ganzen Umfang in Neuroglia aufgelöst wird, oder nur zum Teil. In dieser Beziehung bestehen Verschiedenheiten. Während bei Selachiern und Sauropsiden nur die ventrale Wand von den Nervenfasern durchsetzt, die dorsale dagegen mit einem Rest des Lumens dorsalwärts verdrängt und später, bei manchen Formen erst sehr spät oder überhaupt unvollständig resorbiert wird, erstreckt sich bei Amphibien und Säugetieren das Fasergebiet auch in die dorsale Wand, so daß hier das ganze Rohr aufgelöst und dabei das Lumen zum Verschwinden gebracht wird.

Amphibien. Bei Rana temporaria erscheinen nach ASSHETON die ersten Opticusfasern bei Larven von ungefähr 7 mm Körperlänge. Der in Fig. 237 abgebildete Schnitt (die Länge der betreffenden Larve

Fig. 237.

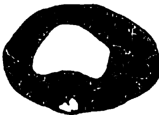


Fig. 238.



Fig. 239.



Fig. 237 [1]). Querschnitt in der distalen Hälfte des Augenblasenstieles einer Larve von Rana temporaria (Länge des Augenblasenstieles 70 μ). Präp. von E. MUTHMANN. Vergr. 400:1.

Fig. 238. Querschnitt im distalen Drittel des Augenblasenstieles einer Larve von Rana temp. (Länge des Stieles 140 μ). Präp. von E. MUTHMANN. Vergr. 400:1

Fig. 239. Querschnitt im proximalen Drittel des Augenblasenstieles einer Larve von Rana temp. (Länge des Stieles 160 μ). Präp. von E. MUTHMANN. Vergr. 400:1.

war nicht notiert) entspricht ungefähr diesem Stadium; zwei kleine Bündel feinster Fäserchen, die im basalen Bezirk der ventralen Wand des Augenblasenstiels gelegen sind, können centralwärts zwar bis zum Hirn verfolgt werden, ihr Querschnitt ist aber hier nur noch etwa

1) In den oben wiedergegebenen Querschnittsbildern des Augenblasenstieles sind die Teile des Querschnittes, die von Nervenfasern eingenommen werden, weiß gelassen, obwohl sie in den Präparaten von einem zarten Mosaik ausgefüllt sind.

halb so groß als an der Grenze der Retina. Fig. 238 stammt von einer etwas älteren Larve, die Nervenbündel sind jedoch nur wenig stärker. In beiden Präparaten liegen die Nervenbündel nebeneinander, sind aber durch eine feine Scheidewand getrennt, die mit der darüber gelegenen Zelle zusammenhängt (in Fig. 238 enthält diese Scheidewand zufällig ein Klümpchen Pigment). Solche und ähnliche Befunde sprechen für die Annahme, daß die Opticusfasern zwischen den Zellen ihren Weg nehmen; die basalen Teile der Zellen werden auseinandergedrängt und, wenn sie zwischen zwei Bündeln liegen, durch den von zwei Seiten wirkenden Druck zu dünnen Bälkchen umgewandelt; mittelst dieser greifen sie aber doch noch zwischen den Bündeln durch und hängen mit der den Stiel umhüllenden Basalmembran zusammen.

Der in Fig. 239 abgebildete Schnitt ist einem dem vorigen nahestehenden Stadium entnommen, aber nicht im distalen, sondern im proximalen Drittel des Augenstiels, und zeigt, daß der Stiel auf seinem Weg vom Auge zum Hirn eine Drehung um seine Längsachse ausführt im Wert von nahezu einem rechten Winkel. Dadurch ändert sich die Stellung des Lumenquerschnittes sowohl, wie auch die Lage der Nervenfasern, welche distal in der ventralen, proximal in der kaudalen Wand verlaufen; am Hirn angelangt, umgreifen sie den Recessus opticus kaudal, um so in diejenige Region der Hirnbasis zu gelangen, in der sie später das Chiasma bilden. — Zu Fig. 239 ist noch zu bemerken, daß der Querschnitt des Nervenfaserbündels im Präparat von Bälkchen durchsetzt ist, die mit den darüberliegenden Zellen im Zusammenhang stehen. Dieselben sind aber so fein, daß ich sie, um das charakteristische Bild hell durchsichtiger Lücken wiederzugeben, in der Zeichnung weglassen mußte.

Bei älteren Embryonen nimmt die Dicke des Sehnervenbündels rasch zu, und die Fasern kommen mehr zwischen die Zellen zu liegen, so daß deren epithelialer Zusammenhang gelockert wird. Die Zellen liegen dann in einer oder mehreren Längsreihen zwischen den Nervenfasern, wodurch, allerdings nur andeutungsweise, Stränge abgeteilt werden; Ausläufer der Zellen durchsetzen diese Stränge viel-

Die Streckung des Stieles, die als natürliche Folge des Auseinanderrückens von Auge und Hirn im Verlaufe des Wachstums sich geltend macht, dürfte, wie Assheton wohl mit Recht vermutet, die Ursache sein, daß die Zellen auch in der Längsrichtung auseinander gezogen und allmählich zu zerstreuten Gruppen von Neurogliazellen umgewandelt werden.

Mit dieser Auflösung des epithelialen Rohres geht natürlich auch der Schwund des Lumens Hand in Hand. Die Obliteration beginnt nach Assheton in der Gegend, wo der Stiel das dichtere Gewebe der Schädelanlage durchsetzt, bei Froschlarven von 10—11 mm Länge; in der Nähe des Gehirns erhält sich das Lumen bis in späte Stadien.

Selachier. Die ersten Fasern im Augenblasenstiel finden sich z. B. bei Torpedo ocellata in Embryonen von 16 mm Körperlänge; eine diesem Objekt entnommene Schnittreihe, in der die Fasern in ihrer ganzen Länge zu verfolgen sind, ist abgebildet bei Froriep (1891, p. 158) und zeigt, daß dieses erste Faserbündel an der Uebergangsstelle aus der Retinaanlage in den Augenblasenstiel am mächtigsten ist, in jedem der centralwärts folgenden Schnitte weniger Fasern enthält und endlich, nicht einmal die Mitte des Augenblasenstiels erreichend, mit zwei feinsten Fäserchen ganz aufhört. Die Fasern liegen

im Beginn des Stieles ganz oberflächlich, dicht an der den Stiel umhüllenden Basalmembran, drängen sich aber allmählich zwischen die basalen Teile der Epithelzellen ein. Dies ist bei älteren Embryonen in erhöhtem Maße der Fall, so daß Querschnittsbilder entstehen, wie das in Fig. 240 wiedergegebene, und zwar erfolgt das Eindringen der Fasern in so regelloser Weise, daß man auch aus mehreren gleichaltrigen Serien nicht zwei übereinstimmende Bilder herausfinden könnte. Doch ist allen gemeinsam, daß sich die Fasern auf die ventrale Wand beschränken, während zunächst die ganze dorsale Hälfte des Stieles und später (Fig. 241) wenigstens die dorsale Begrenzung des Lumens ihr einfaches Cylinderepithel unverändert bewahren. Im ganzen übrigen Gebiet dagegen wird dies vollständig aufgelöst, und die Zellen werden nicht nur in der mannigfachsten Weise umgestaltet,

Fig. 240.



Fig. 241.

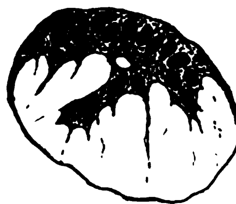


Fig. 240. Querschnitt im distalen Fünftel des Augenblasenstieles einer Torpedo ocellata von 21 mm Länge. Präp. von A. Froriep. Vergr. 400:1.

Fig. 241. Querschnitt im distalen Fünftel des Augenblasenstieles einer Torpedo ocellata von 23 mm Länge. Präp. von A. Froriep. Vergr. 400:1.

sondern, wie es scheint, in nicht geringer Zahl zum Schwund gebracht; denn bei älteren Embryonen, wie zum Teil auch schon in Fig. 241, ist der Querschnitt der Nervenmasse sehr zellenarm. Dieser Querschnitt zeigt mit weitergehender Entwickelung immer mehr annähernd kreisförmigen Umriß, nur dorsal findet sich eine Einziehung, welcher halbmondförmig die Ueberreste der dorsalen Wand des Ventrikellumens anliegen. An dem Gerüstwerk des N. opticus im reifen Tier hat das mit den Blutgefäßen eingewanderte Bindegewebe einen beträchtlichen Anteil.

Säugetiere. Der Augenblasenstiel bei Säugern (Fig. 244) ist nicht so mächtig als bei Sauropsiden (Fig. 242), aber doch besteht seine Wand aus einem zwei- bis dreizeiligen Cylinderepithel. Die ventrale Wand ist dicker als die dorsale; die rinnenförmige Einziehung der ventralen Außenfläche erstreckt sich als Fortsetzung der Becherspalte weiter proximalwärts als bei Sauropsidenembryonen, ihr entsprechend bewahrt auch das Lumen des ventrikulären Kanals seinen nierenförmigen Umriß und erscheint oft zu einem halbmondförmigen Spalt verengt mit dorsalwärts gerichteter Konvexität.

Die ersten Nervenfasern erscheinen bei Kaninchenembryonen von 13—14 Tagen und ungefähr 9—10 mm Körperlänge und nach Robinson (1896, p. 322) bei Rattenembryonen von 8 mm Körperlänge, wo die Fasern nur im distalen Fünftel des Stieles erkennbar waren und innerhalb dieses Gebietes an Zahl von der Retina her proximalwärts abnahmen.

Robinson fand bei Rattenembryonen die Nervenfasern bis dicht

an die Basalmembran heran in der basalen Region der ventralen Stielwandung, hier eine geschlossene Lage, gewissermaßen eine Rindenschicht bildend, vor der nahezu alle Epithelkerne ventrikularwärts

Fig. 242.

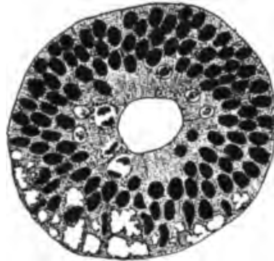


Fig. 243.



Fig. 242. Querschnitt im distalen Viertel des Augenblasenstieles eines Embryo von Anas dom. von 5 Tagen. Präp. von H. GRÖNROOS. Vergr. 400:1.

Fig. 243. Querschnitt des Sehnerven eines etwa 1 cm langen Embryo von Tropidonotus natr., schematisiert nach STUDNIČKA. Vergr. ungef. 300:1.

ausgewichen sind, so daß sie ihrerseits eine geschlossene Kernzone herstellen. Und ferner fand er die Fasern in der Mitte der ventralen Wand am zahlreichsten, von da nach beiden Seiten in verminderter Zahl sich verbreitend.

In den mir vorliegenden Serien von Kaninchenembryonen sehe ich die Verhältnisse anders. Wie Fig. 244 ebenfalls aus dem distalen Fünftel des Stieles zeigt, liegen die frühesten Faserbündel hier nicht der Basalmembran an, sondern höher zwischen den Kernzeilen des Epithels, derart, daß die Kerne der basalen Zellen basalwärts, die der darüberliegenden ventrikularwärts ausweichen; die Zellreihen stehen zwischen den Faserbündeln hindurch noch in Verbindung miteinander, wodurch zarte Gerüstbälkchen hergestellt werden. Diese Lagerung gewinnen die Fasern beim Uebergang aus der Retinalanlage, in der sie noch rein basal liegen, in den Stiel.

Und ferner sehe ich die Fasern anfangs nur in zwei seitlichen Gruppen verlaufend, während sie in der Mitte der ventralen Wand zuerst fehlen, so daß sich hier die Epithelzellen dicht drängen. Eine Erklärung dieses Befundes liefert das Verhalten des Stiels im Augenbecherhalse. Wie oben im Zusammenhang mit der Umgestaltung des Augenbechers berührt wurde, faltet sich die ventrale Wand des Stiels zur Aufnahme der Art. hyaloidea tief ein und schiebt sich röhrenförmig ein Stück weit in die Augenbecherwand hinein, ehe sie in die Retinalanlage umbiegt. Diese Umbiegung nun erfolgt in den abwärts

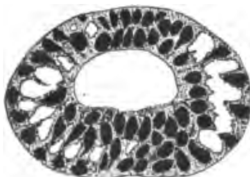


Fig. 244. Querschnitt im distalen Viertel des Augenblasenstieles eines Embryo von Lepus cuniculus von 14 Tagen. Präp. von E. MUTHMANN. Vergr. 400:1.

gebogenen Seitenteilen der Wand früher als in der Tiefe der Falte dorsal über dem Blutgefäß, so daß hier die Mitte der ventralen Wand

als unveränderter Epithelstreifen zungenförmig vorspringt und die Nervenfasern aus beiden Hälften der Retina nötigt, ihn zu umgehen, um in die Seitenteile der eingefalteten Innenwand des Stieles hineinzugelangen. In diesen wachsen sie dann weiter, und wo sich der eingefaltete Stiel flach ausbreitet, da liegen sie natürlich in zwei Gruppen in den beiden Randgebieten, dazwischen der schmale, auch hier noch von Fasern freie Streifen des Rinnengrundes.

Bei Rattenembryonen von 10 mm war nach ROBINSON der ventrikuläre Kanal noch ganz offen, bei solchen von 11 mm war er ungefähr in der Mitte seiner Länge eine Strecke weit obliteriert, bei einem Mausembryo von 14 mm endlich war der Stiel in der ganzen Länge solid.

Das Lumen liegt schon bei frühen Stadien excentrisch (Fig. 244), da die dorsale Wand bezw. ihr mittlerer Streifen, der am Augenbecher in das Pigmentblatt übergeht, merklich dünner ist als die ventrale. Da im weiteren Wachstum die Nervenfasern zunächst nur die ventrale und die Seitenwände in Beschlag nehmen, so verschiebt sich die Lage des Lumens immer weiter dorsalwärts, so daß nach ROBINSON bei Rattenembryonen von 10 mm fast der gesamte Querschnitt von der ventralen Wand gebildet wird, die dorsale dagegen nur aus niedrigem Cylinderepithel besteht. Jetzt aber wird es anders. Dadurch, daß im weiteren Verlauf (nach ROBINSON bei der Ratte von 11 mm Körperlänge an) die Nervenfasern auch auf die dorsale Wand übergreifen, nimmt die Entwickelung einen von dem bei Sauropsiden etwas abweichenden Verlauf.

Die dorsale Wand nämlich wird durch das Eindringen der Nervenfasern nun auch mächtiger, was zur Folge hat, daß der Kanal wieder mehr nach der Achse hin zu liegen kommt. Zugleich wird aber auch das Lumen desselben verengt bis zu völligem Verschwinden, so daß nunmehr der gesamte Augenblasenstiel zu einem einheitlichen cylindrischen Strang von Nervenfasern umgewandelt ist. Die Epithelzellen des ursprünglichen Stieles sind ohne Rest zu Neurogliaelementen geworden. Man findet daher bei älteren Stadien nichts von jenem Rudiment des epithelialen Stieles, wie es bei Sauropsidenembryonen entsprechenden Alters dem dorsalen Umfang des Nervenstranges anliegt.

Von einer radiären Anordnung der Neurogliazellen, wie ROBINSON sie beschreibt, in der axialen Region, in welcher der Kanal geschwunden war, habe ich mich nicht überzeugen können. Ich sehe in älteren Embryonen den N. opticus von seinem neuroglialen Stützgewebe in scheinbar regelloser Anordnung durchsetzt. Später kommt noch gefäßführendes Bindegewebe hinzu, doch ist über die definitive Ausgestaltung des Sehnerven für Säuger eben so wenig genaueres bekannt wie für die so mannigfaltigen Formen in den übrigen Klassen der Wirbeltiere.

Litteratur.

Addario*, C.** *Ueber die Matrix des Glaskörpers im menschlichen und tierischen Auge. Anat. Anz. Bd. XXI.* ***1902.

— *Sulla struttura del vitreo embrionale e dei neonati, sulla matrice del vitreo e sul l'origine della zonula. Pavia* ***1902*.***

Agababow*, A.** *Untersuchungen über die Zonula ciliaris. Arch. mikrosk. Anat. Bd. L.* ***1897.

Ammon, F. A. v. *Die Bildung des Vogelauges in den ersten Tagen seiner Entstehung, mit vorzüglicher Berücksichtigung von Hrn. Dr. Huschke's Untersuchungen. Zeitschr. f. d. Ophthalmologie. Bd. III. Dresden* **1833.**

— *Die Entwickelungsgeschichte des menschlichen Auges. Graefe's Arch. f. Ophthalmologie. Bd. IV.* **1858.**

Angelucci, A. *Ueber Entwickelung und Bau des vorderen Uvealtractus der Vertebraten. Arch. mikrosk. Anat. Bd. XIX.* **1881.**

Arnold, J. *Die Linse und das Strahlenblättchen. Graefe-Saemisch, Handb. d. ges. Augenheilkunde. Bd. I. Teil 1. Leipzig* **1874.**

— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Auges. Heidelberg* **1874*.**

Assheton, R. *On the development of the optic nerve of Vertebrates, and the choroidal fissure of embryonic life. Quart. Journ. micr. sc. Vol. XXXIV.* **1893.**

Babuchin. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Auges, besonders der Retina. Würzburger Naturw. Zeitschr. Bd. IV.* **1863.**

— *Vergleichend-histologische Studien. Ebendas. Bd. V.* **1864.**

Barkau, A. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Auges der Batrachier. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. Bd. LIV. Abt. I.* **1866.**

Becker, Fr. J. v. *Untersuchungen über den Bau der Linse bei dem Menschen und den Wirbeltieren. Graefe's Arch. f. Ophthalmologie. Bd. IX. Abt. 2.* **1863.**

—, **O.** *Zur Anatomie der gesunden und kranken Linse. Wiesbaden* **1883.**

Beer, Th. *Ueber primitive Sehorgane. Sep.-Abdr. Wiener klin. Wochenschr.* **1901.**

—, **Bethe, A. und v. Uexküll, J.** *Vorschläge zu einer objektivierenden Nomenklatur in der Physiologie des Nervensystems. Zool. Anz. Bd. XXII.* **1899.**

Bergmeister, O. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Säugetierauges. Mitt. embryol. Inst. Univ. Wien. Bd. I.* **1877.**

Boveri, Th. *Ueber die phylogenetische Bedeutung der Sehorgane des Amphioxus. Zool. Jahrb. Suppl. VII. Festschr. f. Weismann.* **1904.**

Burckhardt, Rud. *Die Einheit des Sinnesorgansystems bei den Wirbeltieren. Verh. V. Internat. Zoolog.-Kongr.* **1901.**

Cajal, S. Ramon y. *Sur la morphologie et les connexions des éléments de la rétine des oiseaux. Anat. Anz. 4. Jahrg.* **1889.**

— *Sur la fine structure du lobe optique des oiseaux et sur l'origine réelle des nerfs optiques. Intern. Monatsschr. Anat. u. Phys. Bd. VIII.* **1891.**

Carrière, J. *Die Sehorgane der Tiere, vergleichend-anatomisch dargestellt. München u. Leipzig* **1885.**

— *Die postembryonale Entwickelung der Epidermis des Siredon pisciformis. Arch. mikr. Anat. Bd. XXIV.* **1885*.**

Cirincione, G. *Sui primi stadi dell' occhio umano. Giornale Assoc. Napoletana di Med. e Naturalisti. Anno II.* **1891.**

— *Sulla genesi del vitreo. Congr. naz. di Oftalmologia.* **1892.**

— *Embryologia dell' occhio dei Vertebrati. I. Sullo sviluppo della Capsula perilenticularis. Napoli* **1894.**

— *Ueber die Entwickelung der „Capsula perilenticularis". Arch. Anat. u. Phys. Suppl.-Bd. z. Jahrg.* **1897.**

— *Zur Entwickelung des Wirbeltierauges. — Ueber die Entwickelung der Capsula perilenticularis. Leipzig* **1898.**

— *Embryologia dell' occhio dei Vertebrati. II. Sullo sviluppo dell' occhio dei Rettili. Palermo* **1901.**

— *Ueber die Genese des Glaskörpers bei Wirbeltieren. Verh. Anat. Ges. 17. Vers. in Heidelberg.* **1903.**

Collin, R. *Recherches sur le développement du muscle sphincter de l'iris chez les oiseaux. Bibliographie anatomique. T. XII. Fasc. V.* **1903.**

Deyl, J. *Ueber den Sehnerven bei Siluroiden und Acanthopsiden. Anat. Anz. Bd. XI.* **1896.**

— *Contribution à l'étude de l'anatomie comparée du nerf optique. Bibliogr. anat. T. IV.* **1896*.**

— *Ueber den Eintritt der Arteria centralis retinae in den Sehnerv beim Menschen. Anat. Anz. Bd. XI.* **1896†.**

Dohrn, A. *Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. Studie X. Zur Phylogenese des Wirbeltierauges. Mitt. zool. Stat. Neapel. Bd. VI. Heft 3.* **1885.**

Dursy, E. *Zur Entwickelungsgeschichte des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbeltiere. Tübingen* **1869.**

Duval, M. *Atlas d'embryologie. Paris* **1889.**

Eycleshymer, A. C. *The development of the optic vesicles in Amphibia. Journ. morph. Bost. Vol. VIII.* **1893.**
— *The early development of Amblystoma, with observations on some other Vertebrates. Ebendas. Vol. X.* **1895.**

Fischel, A. *Ueber die Regeneration der Linse. Anat. Hefte. Heft 44 (Bd. XIV).* **1900.**
Froriep, A. *Ueber die Entwickelung des Sehnerven. Anat. Anz. VI. Jhrg.* **1891.**
Fuchs, E. *Lehrbuch der Augenheilkunde. 9. Aufl. Leipzig u. Wien* **1903.**

Gegenbaur, C. *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. Bd. I. Leipzig* **1898.**
Goette, A. *Kurze Mitteilungen aus der Entwickelungsgeschichte der Unke. Arch. mikr. Anat. Bd. IX.* **1873.**
— *Die Entwickelungsgeschichte der Unke als Grundlage einer vergleichenden Morphologie der Wirbeltiere. Leipzig* **1875.**
— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. Arch. mikr. Anat. Bd. XV.* **1878.**
Goronowitsch, N. *Studien über die Entwickelung des Medullarstranges bei Knochenfischen, nebst Beobachtungen über die erste Anlage der Keimblätter und der Chorda bei Salmoniden. Morphol. Jahrb. Bd. X.* **1885.**
Gottschau. *Ueber die Entwickelungsgeschichte der Augenlinse. Corresp.-Bl. f. Schweizer Aerzte. 16. Jahrg. No. 19. 1. Okt. Basel* **1886.**
— *Zur Entwickelung der Säugetierlinse. Anat. Anz. I. Jahrg. No. 14. 15. Dez. Jena* **1886*.**
Grenacher, H. *Zur Entwickelungsgeschichte der Cephalopoden. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XXIV.* **1874.**

Haensell, P. *Recherches sur la structure et l'histogénèse du corps vitré normal et pathologique. Thèse. Paris* **1888.**
Henle, F. G. J. *De membrana pupillari aliisque oculi membranis pellucentibus. Bonnae* **1832.**
— *Zur Entwickelungsgeschichte d. Krystalllinse und zur Teilung des Zellkernes. Arch. mikr. Anat. Bd. XXI.* **1882.**
Hensen, V. *Zur Entwickelung des Nervensystems. Arch. pathol. Anat. Bd. XXX.* **1864.**
— *Die Entwickelungsmechanik der Nervenbahnen im Embryo der Säugetiere. Kiel u. Leipzig* **1903.**
Herr, F. *Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des menschlichen Auges. Dissert. Berlin* **1893.**
Hess, C. *Beschreibung des Auges von Talpa europaea und von Proteus anguineus. Graefe's Arch. f. Ophthalmologie. Bd. XXXV.* **1889.**
Hesse, R. *Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. IV. Die Sehorgane des Amphioxus. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LXIII.* **1898.**
VIII. Allgemeines. Ebenda. Bd. LXXII. **1902.**
His, W. *Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbeltierleibes. Die erste Entwickelung des Hühnchens im Ei. Leipzig* **1868.**
— *Die Formentwickelung des menschlichen Vorderhirns. Abh. math.-phys. Kl. sächs. Ges. Wiss. Bd. XV.* **1889.**
— *Histogenese und Zusammenhang der Nervenelemente. Arch. Anat. u. Phys. Suppl.-Bd.* **1890.**
Hoffmann, C. K. *Zur Ontogenie der Knochenfische. Arch. mikr. Anat. Bd. XXIII.* **1884.**
— *Entwickelungsgeschichte der Reptilien. Bronn's Klassen u. Ordnungen d. Tierreiches. Bd. VI. III. Abt.* **1890.**
Home, Everard. *On the anatomical structure of the eye; illustrated by microscopical drawings, executed by F. Bauer. Philos. Trans. R. Soc. London* **1822.**
Huschke, E. *Ueber die erste Entwickelung des Auges und die damit zusammenhängende Cyklopie. Meckel's Arch. Anat. u. Phys.* **1832.**
— *Ueber einige Streitpunkte aus der Anatomie des Auges. (Ende der Netzhaut, Spalt, Prinzip der Augenbildung.) Ammon's Zeitschr. für die Ophthalmologie. Bd. IV. Heidelberg u. Leipzig* **1835.**
— *Lehre von den Eingeweiden und Sinnesorganen. Sömmering's Handb. d. Anat. II. Aufl. Bd. V. Leipzig* **1844.**

Inouye, Toyotaro. *Ein Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Linse. Dissertation München* **1895.**
Joseph, H. *Ueber eigentümliche Zellstrukturen im Centralnervensystem von Amphioxus. Verh. Anat. Ges. in Jena.* **1904.**

Keibel, F. *Zur Entwickelung des Glaskörpers. Arch. Anat. u. Phys.* ***1886.***
— *Zur Entwickelungsgeschichte der Chorda bei Säugern (Meerschweinchen und Kaninchen). Arch. Anat. u. Phys.* ***1889.***
— *Ueber die Entwickelung des Sehnerven. Deutsch. medizin. Wochenschr. 15. Jahrg.* ***1889.***
— *Studien zur Entwickelungsgeschichte des Schweines (Sus scrofa dom.). II. Morphol. Arb. Bd. V.* ***1895.***
Kennel, J. v. *Die Ableitung der Vertebratenaugen von den Augen der Anneliden. Dorpat* ***1891.***
Kerr, G. J. *The development of Lepidosiren paradoxa. Part III. Development of the skin and its derivatives. Quart. Journ. micr. cc. Vol. XLVI.* ***1903.***
Kessler, L. *Untersuchungen über die Entwickelung des Auges, angestellt am Hühnchen und Triton. Dissertation. Dorpat* ***1871.***
— *Zur Entwickelung des Auges der Wirbeltiere. Leipzig* ***1877.***
Kölliker, A. *Entwickelungsgeschichte der Cephalopoden. Zürich* ***1844.***
— *Zur Entwickelung des Auges und Geruchsorganes menschlicher Embryonen. Festschrift, der Universität Zürich dargebracht. Würzburg* ***1883.***
— *Ueber die Entwickelung und Bedeutung des Glaskörpers. Verh. Anat. Ges. 17. Vers. in Heidelberg.* ***1903.***
— *Die Entwickelung und Bedeutung des Glaskörpers. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LXXVI.* ***1904.***
Korányi, A. *Beiträge zur Entwickelung der Krystalllinse bei den Wirbeltieren. Intern. Monatsschr. Anat. u. Hist. Bd. III.* ***1886.***
Kowalevsky, A. *Weitere Studien über die Entwickelung der einfachen Ascidien. Arch. mikr. Anat. Bd. VII.* ***1871.***
Kupffer, C. *Die Entwickelung der Retina des Fischauges. Centralbl. mediz. Wiss. VI. Jahrg.* ***1868.***
— *Beobachtungen über die Entwickelung der Knochenfische. Arch. mikrosk. Anat. Bd. IV.* ***1868*.***
— *Zur Entwickelung der einfachen Ascidien. Ebendas. Bd. VIII.* ***1872.***
Kupffer, C. v. *Deutung der Hirnblase des Amphioxus. Studien z. vergl. Entwickelungsgesch. d. Kopfes der Cranioten. Heft 1.* ***1893.***
— *Zur Kopfentwickelung von Bdellostoma. Ebenda. Heft 4.* ***1900.***
Lankester, E. R. *Observations on the development of the Cephalopoda. Quart. Journ. micr. sc. Vol. XV.* ***1875.***
— *Degeneration. London* ***1880.***
Lenhossék, M. v. *Die Entwickelung des Glaskörpers. Leipzig* ***1903.***
Leuckart, R. *Organologie (vergl. Anatomie) des Auges. Graefe-Saemisch, Handb. der gesamten Augenheilkunde. Bd. II. Teil 2. Leipzig* ***1876.***
Lewis, W. H. *Wandering pigmented cells arising from the epithelium of the optic cup, with observations on the origin of the M. sphincter pupillae in the Chick. American Journ. Anat. Vol. II. No. 3.* ***1903.***
Lieberkühn, N. *Ueber das Auge des Wirbeltierembryo. Schriften d. Ges. z. Beförd. d. ges. Naturwiss. zu Marburg. Bd. X. Cassel* ***1872.***
— *Beiträge zur Anatomie des embryonalen Auges. Arch. Anat. u. Phys.* ***1879.***
Locy, W. A. *The optic vesicle of Elasmobranchs and their serial relation to other structures on the cephalic plate. Journ. morph. Bost. Vol. IX.* ***1894.***
— *Contribution to the structure and development of the Vertebrate head. Journ. morph. Bost. Vol. XI.* ***1895.***
Mall, F. *Histogenesis of the Retina in Amblystoma and Necturus. Journ. Morph. Bost. Vol. VIII.* ***1893.***
Manz. *Entwickelungsgeschichte des menschlichen Auges. Graefe-Saemisch, Handb. der gesamten Augenheilkunde. Bd. II. Teil 2. Leipzig* ***1876.***
Meisenheimer, J. *Entwickelungsgeschichte von Limax maximus L. II. Die Larvenperiode. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LXIII.* ***1898.***
Mencl, E. *Ist die Augenlinse eine Thigmomorphose oder nicht? Anat. Anz. Bd. XXIV. No. 5/6.* ***1903.***
Meyer, Hermann. *Beitrag zu der Streitfrage über die Entstehung der Linsenfasern. Arch. Anat. u. Phys.* ***1851.***
Mihalkovics, V. v. *Ein Beitrag zur ersten Anlage der Augenlinse. Arch. mikr. Anat. Bd. XI.* ***1875.***
Müller, Aug. *Die Entstehung der Retina. Allg. Medic. Central-Zeitung (Red. Posner). 27. Jhrg. 46. Stück. Berlin* ***1858.***
Müller, H. *Notiz über die Netzhautgefäße bei einigen Tieren. Würzburger Naturwiss. Zeitschr. Bd. II.* ***1861.***
— *Ueber die Netzhautgefäße von Embryonen. Ebendas. Bd. II.* ***1861*.***

Müller, W. *Ueber die Stammesentwickelung des Sehorganes der Wirbeltiere. Festgabe an C. Ludwig. Leipzig* ***1874.***

Neal, H. V. *The segmentation of the nervous system in Squalus Acanthias. Bull. mus. compar. zool. Harvard College, Vol. XXXI.* ***1898.***

Nussbaum, M. *Entwickelungsgeschichte des menschlichen Auges. Graefe-Saemisch, Handbuch d. ges. Augenheilkunde. Bd. II. 2. Aufl. Kap. 8. Leipzig* ***1900.***

— *Die Pars ciliaris retinae des Vogelauges. Arch. mikr. Anat. Bd. LVII.* ***1900*.***

— *Die Entwickelung der Binnenmuskeln des Auges der Wirbeltiere. Ebendas. Bd. LVIII.* ***1901.***

Oppel, A. *Vergleichung des Entwickelungsgrades der Organe zu verschiedenen Entwickelungszeiten bei Wirbeltieren. Jena* ***1891.***

Patten, W. *Eyes of Molluscs and Arthropods. Mitt. zool. Stat. Neapel. Bd. VI.* ***1886.***

— *Studies on the eyes of Arthropods. II. Eyes of Acilius. Journ. morph. Bost. Vol. II.* ***1889.***

Peter, K. *Der Einfluß der Entwickelungsbedingungen auf die Bildung des Centralnervensystems und der Sinnesorgane bei den verschiedenen Wirbeltierklassen. Anat. Anz. Bd. XIX.* ***1901.***

Rabl, C. *Ueber den Bau und die Entwickelung der Linse. I. Selachier nnd Amphibien. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LXIII.* ***1898.*** *II. Reptilien und Vögel. Ebenda. Bd. LXV.* ***1899.*** *III. Säugetiere. Rückblick und Schluß. Ebenda. Bd. LXVII.* ***1900.***

— *Zur Frage nach der Entwickelung des Glaskörpers. Anat. Anz. Bd. XXII.* ***1903.***

Radwaner, J. *Ueber die Entwickelung der Sehnervenkreuzung. Mitt. embryol. Inst. Univ. Wien. Bd. I.* ***1877.***

Real y Beyro, *Contribution à l'étude de l'embryologie de l'oeil. Thèse. Paris* ***1885.***

Richiardi. *Sopra il sistema vascolare sanguifero dell' occhio del feto umano e dei mammiferi. Arch. zool., anat. e fisiol. Torino e Firenze. Ser. II. Vol. I.* ***1869.***

Robinski, S. *Zur Kenntnis der Augenlinse und deren Untersuchungsmethoden. Berlin* ***1883.***

Robinson, A. *On the formation and structure of the optic nerve, and its relation to the optic stalk. Journ. anat. and phys. London. Vol. XXX.* ***1896.***

Rubattel, R. *Recherches sur le développement du cristallin chez l'homme et quelques animaux superieurs. Dissertation de l'Université de Berne, précédée d'une préface de M. Bugnion. Genève* ***1885.***

Rüdinger, N. *Ueber die Bildung der primären und sekundären Augenblasen bei Triton alpestris. Sitz.-Ber. math.-physik. Kl. Akad. Wiss. München. Bd. XIX.* ***1889.***

Schaper, A. *Ueber einige Fälle atypischer Linsenentwickelung unter abnormen Bedingungen. Ein Beitrag zur Phylogenie und Entwickelung der Linse. Anat. Anz. Bd. XXIV.* ***1904.***

Schenk, S. L. *Zur Entwickelungsgeschichte des Auges der Fische. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. Bd. LV. Abt. II.* ***1867.***

Schoebel, E. *Zur postembryonalen Entwickelung des Auges der Amphibien. Inaug.-Diss. unter Leuckart, Leipzig. Jena* ***1890.***

Schoeler, H. *De oculi evolutione in embryonibus gallinaceis. Inaug.-Dissert. unter Reichert. Dorpat* ***1848.***

Schultze, M. *Zur Anatomie und Physiologie der Retina. III. Die Entwickelung der Retina, namentlich der Stäbchen und Zapfen. Arch. mikr. Anat. Bd. II.* ***1866.***

Schultze, O. *Zur Entwickelungsgeschichte des Gefäßsystems im Säugetierauge. Festschr. z. 50-jähr. Doktorjub. d. Geh.-Rat v. Kölliker. Leipzig* ***1892.***

— *Ueber die bilaterale Symmetrie des menschlichen Auges und die Bedeutung der Ora serrata. Sitz.-Ber. phys.-med. Ges. Würzburg für* ***1900.***

— *Entwickelung und Bedeutung der Ora serrata des menschlichen Auges. Ebendas.* ***1901.***

Semper, C. *Ueber Schneckenaugen vom Wirbeltiertypus. Arch. mikr. Anat. Bd. XIV.* ***1877.***

Sernoff, D. *Zur Entwickelung des Auges. Centralbl. f. d. med. Wiss. X. Jahrg.* ***1872.***

Spemann, H. *Ueber Correlationen in der Entwickelung des Auges. Verh. Anat. Ges. 15. Vers. in Bonn.* ***1901.***

— *Ueber Linsenbildung bei defekter Augenblase. Anat. Anz. Bd. XXIII. No. 18/19* ***1903.***

Studnička, F. K. *Untersuchungen über den Bau des Sehnerven der Wirbeltiere. Jenaische Zeitschr. Naturw. Bd. XXXI.* ***1898.***

Szily, A. v. *Zur Glaskörperfrage. Anat. Anz. Bd. XXIV.* ***1904.***

Tornatola, S. *Sur l'origine et la nature du corps vitré. C. r. XII. congrès intern. de méd. (Moscou 1897). Section XI: Ophthalmologie. Moscou* **1898**.
— *Ricerche embriologiche sull' occhio dei vertebrati. Messina* **1898***.
— *Nota di embriologia oculare. Messina* **1901**.

Ucke, A. *Zur Entwickelung des Pigmentepithels der Retina. Diss. aus Dorpat. St. Petersburg* **1891**.
— *Epithelreste am Opticus und auf der Retina. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXVIII* **1891***.

Van Bambeke, Ch. *Contribution à l'histoire du développement de l'oeil humain. Ann. soc. de méd. de Gand. Vol. LVII.* **1879**.
Van Pée, P. *Recherches sur l'origine du corps vitré. Arch. biol. T. XIX.* **1902**.
Vassaux. *Recherches sur les premières phases du développement de l'oeil chez le lapin. Arch. d'Ophthalmologie. Vol. VIII.* **1888**.
Versari, R. *Morfologia dei vasi sanguigni arteriosi dell' occhio dell' uomo e di altri mammiferi. Ric. Labor. di Anat. norm. R. Univ. di Roma ed altri Labor. biolog. Vol. VII.* **1900**.
— *Contributo alla conoscenza della morfogenesi degli strati vascolari della coroide nell' occhio dell' uomo e di altri mammiferi. Ebendas. Vol. VIII.* **1900***.
Virchow, H. *Glaskörpergefäße und gefäßhaltige Linsenkapsel bei tierischen Embryonen. Sitz.-Ber. phys.-med. Ges. Würzburg. Ges.-Jahr* **1879**.
— *Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Auges. Habil.-Schrift. Berlin* **1882**.
— *Augengefäße der Ringelnatter. Sitz.-Ber. phys.-med Ges. Würzburg.* **1883**.
— *Mitteilungen zur vergleichenden Anatomie des Wirbeltierauges. Verh. 58. Vers. Naturf. u. Aerzte in Straßburg.* **1885**.
— *Fächer, Zapfen, Leiste, Polster, Gefäße im Glaskörperraum von Wirbeltieren sowie damit in Verbindung stehende Fragen. Ergebn. Anat. u. Entw. Bd. X.* **1901**.

Waldeyer, W. *Entwickelungsgeschichte des Auges. Jahresber. über d. Fortschr. d. Ophthalmologie, red. v. A. Nagel. I. Jahrg. Litt. 1870. Tübingen* **1872**.
Woinow, M. *Ueber die Entstehung der bipolaren Anordnung der Linsenfasern. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien. math.-nat. Kl. Bd. LX. Abt. II.* **1869**.

Register.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.



